

H. Knauff
1964

Über das submikroskopische
Bauprinzip der Netzhaut

*Aus der Klinik für Augenkrankheiten der Universität
Frankfurt am Main*

(Direktor: Prof. R. T h i e l)

Über das submikroskopische Bauprinzip der Netzhaut

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der gesamten Medizin

*der hohen Medizinischen Fakultät
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu Frankfurt am Main*

vorgelegt von

H e i n r i c h K n a u f

aus Offenbach am Main

Frankfurt am Main 1963

Dekan: Prof. Dr. FREY

Referent: Prof. Dr. LIEB

Korreferent: Prof. Dr. KRÜCKE

Mündliche Prüfung: 13.1.1964



Inhalt:	Seite
Vorbemerkung	1
Historischer Überblick	1
Methodik	6
Bemerkungen zur Elektronenmikroskopie	6
Herstellung der Präparate	8
Histologische Gliederung	11
Befunde	14
Pigmentepithel	14
Stäbchenzelle	20
Zapfenzelle	37
Ganglion retinae (Bipolaren)	42
Ganglion nervi optici	42
Assoziationszellen	43
Glia der Netzhaut	44
Blutgefäßversorgung und Gefäßaufbau der Netzhaut	48
Erörterung	51
Zusammenfassung	72
Schrifttum	75



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Vorbemerkung

Ein Gegenstand erscheint uns in einem Bild, das die von ihm ausgehenden Strahlen entwerfen. Dabei kann er entweder selbst Strahlen aussenden oder solche von einer anderen Quelle reflektieren. - Wir sehen jedoch nur einen kleinen Ausschnitt der ausgesandten Strahlen, nur eine Oktav von 400 - 800 m μ Wellenlänge des gesamten Strahlenspektrums. -

Anderen Lebenwesen erscheint derselbe Gegenstand wieder ganz anders, entsprechend dem Strahlenausschnitt, den sie erfassen. - Der Gegenstand an sich enthüllt sich keinem Lebewesen durch den Gesichtssinn. Wir alle haben von ihm nur ein bestimmtes E r s c h e i - n u n g s b i l d , das durch den lichtaufnehmenden Apparat, unser Auge, vermittels seiner Beschaffenheit und physikalisch-chemischen Eigenschaften bestimmt wird. - So ist es am vordringlichsten, den Aufbau der Netzhaut als lichtaufnehmendes Organ zu klären. ---

Historischer Überblick

Die Netzhaut war schon in der Klassischen Antike als selbständiger Teil des Auges bekannt.

RUPHOS VON EPHESUS (ca. 50 n. Chr.) erwähnte sie als eine der Membranen des Auges. Er schrieb, daß ihr Name von HEROPHILOS stamme, der sie für ein Netz hielt, das den Glaskörper einschließe und ernähre. RUPHOS jedoch hielt die Linse für das lichtaufnehmende Organ, die Funktion der Netzhaut war ihm unbekannt.

GALEN (131 - 201 n. Chr.) hatte schon genauere Vorstellungen von der Netzhaut. Er hielt sie für die dünn auslaufende Endausbreitung des Sehnerven, für eine Ausstülpung des Gehirns. Das ist, verglichen mit den heutigen Kenntnissen, schon eine geniale Idee.

Obwohl die Araber in der Optik viel leisteten, waren ihre Beiträge zur Anatomie und Theorie des Auges im wesentlichen von ihren griechischen und römischen Lehrern übernommen. IBN SINA (um 1000 n. Chr.), einer der bedeutendsten arabischen Gelehrten, bereicherte die Ophthalmologie durch seine physikalisch-optischen Untersuchungen.

Als erster erkannte PLATTER (1603) die Bedeutung der Netzhaut als photorezeptives Organ. Die alten Vorstellungen von der Linse als lichtaufnehmendes Organ warf er über Bord. Er sah das Auge als "camera obscura" an. Auf den von ihm entwickelten Theorien baut heute noch unser Wissen auf.

KEPLER (1571 - 1630) baute diese Theorien weiter aus. Er behauptete, die Lichtstrahlen würden im Auge gebrochen und vereinigten sich auf der Netzhautoberfläche zu Bildern.

Nachdem das Mikroskop erfunden wurde, ging die Erforschung der Netzhaut voran. So fand LEEUWENHOEK (1704) bei seinen mikroskopischen Untersuchungen Nervenzellen und Blutgefäße in der Netzhaut.

Die erste systematische Beschreibung der Netzhauthistologie lieferte FONTANA (1782). Er charakterisierte die Ganglienzellen als kleine Kügelchen, eingebettet in einem zarten Gewebe. Ihren Durchmesser gibt er mit 7μ an.

VALENTIN (1837) unterteilte als erster die Netzhaut in Schichten. Er findet Ganglienzellen verschiedener Größe, ist jedoch der Meinung, daß sie direkt nichts mit der Lichtaufnahme zu tun haben.

Den entscheidenden Schritt machte MÜLLER (1856, 1857) der in sorgfältiger Untersuchung der Netzhautstruktur zu dem Schluß kommt, daß die Stäbchen- und Zapfenzel-

len die lichtaufnehmenden Elemente sind. Er war der Meinung, daß eine direkte Kontinuität von der Stäbchen- und Zapfenschicht bis zu den Sehzentren bestehe.

SCHULTZE (1866) und SCHWALBE (1874) jedoch waren der gegenteiligen Auffassung. Nach ihrer Theorie hatte die Sehbahn Unterbrechungen, die sie allerdings nicht lokalisieren und beweisen konnten.

Licht in das Dunkel der Netzhautstruktur brachten die histoanalytischen Methoden, worin GOLGI (1878) mit seiner Silbernitrat-Färbetechnik das große Verdienst gebührt. Seine Studien waren epochemachend.

TARTUFERI (1887), KRAUSE (1895) und BACH (1895) untersuchten nach seiner Methode die Feinstruktur der Netzhaut.

Auch die Methylenblau-Färbetechnik von EHRLICH (1885) brachte weitere Fortschritte.

Besonders DOGIEL (1891, 1892, 1895) wandte sie bei seinen Untersuchungen über die Verbindung zwischen den Nervenzellen in den einzelnen Netzhautschichten an. Die Forscher waren zu dieser Zeit der Meinung, daß die Nervenfasern durch Anastomosen in den verschiedenen Schichten ein zusammenhängendes Nervenetz bildeten. Darüberhinaus vertraten sie die Ansicht, daß die Sehipulse durch eine Anzahl gleichförmiger Zellen, die in verschiedenen Schichten lägen, geleitet würden.

Der große spanische Anatom, RAMON Y CAJAL (1904, 1909), widerlegt diese Theorie durch seine histologischen Netzhautuntersuchungen. Unter seiner Führung wurde die Neuronentheorie entwickelt, die zu einem Eckpfeiler der Morphologie und der Physiologie des Nervensystems wurde. CAJAL untersuchte besonders die Zahl und Verteilung der Synapsen der Dendriten. Er sah die Zelle

mit ihren Fortsätzen als morphologische und funktionelle Einheit an und stufte die Zelltypen nach Anzahl der Dendriten ein.

POLYAK (1948) setzte diese Untersuchungen fort und unterschied Ganglienzellen, die mit einer Bipolaren Synapsen bilden und solche, die mit mehreren bipolaren Zellen Synapsen bilden.

Stellte die Methode von GOLGI die Zellen mit ihren sich verzweigenden Fortsätzen dar, so brachte die Methode von NISSL (1885) Aufschluß über die Zusammensetzung des Zellkörpers und sein Gehalt an basophiler Substanz.

Mit polarisationsmikroskopischen Untersuchungen ließ sich der feinere Aufbau des Zellkörpers ergründen. Schon in der 2. Hälfte des vorigen Jahrhunderts beobachtete VALENTIN im Stäbchenaußenglied eine positiv einachsige Doppelbrechung. SCHMIDT (1935) schrieb diesen Befunden Doppelschichten von gerichteten Lipoidmolekülen zu, deren Achse innerhalb der Schichten parallel zur Längsachse der Außenglieder verläuft.

Nachdem FRANZ (1933, 1934) die Außenglieder mit lipidlöslichen Mitteln behandelt hatte, blieb noch eine gewisse Doppelbrechung übrig, jetzt allerdings mit negativem Vorzeichen.

SCHMIDT machte quer gerichtete Proteinschichten dafür verantwortlich. - SCHMIDT (1934, 1937) schrieb den Dichroismus, den er in frischen Außengliedern beobachtete, den Rhodopsinmolekülen zu. Diese Moleküle wären stäbchenförmig und in der Proteinschicht mit ihrer Längsachse parallel zur Längsachse des Außengliedes gelagert.

In den letzten 15 Jahren wird nun das Elektronenmikroskop zur Aufklärung der Netzhaut-

struktur herangezogen. Sein stark gesteigertes Auflösungsvermögen von 6 - 8 Å ergibt ganz ungewohnte Bilder. Die Gewebsanalysen mit dem Elektronenmikroskop führen in den Bereich von makromolekularer Größenordnung. Die Elementarstrukturen bestehen aus einer Anzahl Moleküle, die zur supramolekularen Einheit organisiert sind. Das Elektronenmikroskop ist demnach das Bindeglied zwischen Morphologie und Biochemie, die auf molekularer Ebene ineinander übergehen. - Es ist jedoch bei der Beurteilung elektronenoptischer Zellbilder zu berücksichtigen, daß unter anderen Stoffen das Wasser als wesentlicher Bestandteil der lebendigen Masse bei der Präparatgewinnung radikal aus dem Zytoplasma entfernt wird, was in diesem Ausmaß bei den lichtmikroskopischen Präparaten nicht der Fall ist. Ein Teil dieses Zellwassers tritt als freies, ein anderer als Quellungswasser auf, das in die plastischen Gerüste der Makromoleküle eingebaut ist. Die elektronenmikroskopische Methode kann uns also kein naturgetreues Abbild der Zellorganisation, sondern nur ein Äquivalent davon geben. -

Es ist die Aufgabe des Hauptteils dieser Arbeit, auf die Ergebnisse der maßgeblichen Forscher und die Deutung der elektronenoptischen Befunde am Rhesusaffen einzugehen. - - -

METHODIK

Bemerkungen zur Elektronenmikroskopie:

Nachdem man das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes unter Verwendung von UV-Licht noch bis $0,1\mu$ gesteigert hatte, war man an der Grenze der lichtoptischen Möglichkeiten angelangt. Es galt, Strahlen zu finden, die noch kleinere Wellenlängen besitzen, sich aber sammeln lassen. Leider erfüllen die Röntgenstrahlen die letzte Bedingung nicht. Die Kathodenstrahlen jedoch sind geeignet. Sie haben eine Wellenlänge von $0,05 \text{ \AA}$ und sind im elektrischen oder magnetischen Feld ablenkbar. Weiterhin fluoreszieren sie beim Auftreffen auf Nichtmetalle und können dadurch dem Auge sichtbar gemacht werden. Da ein von einem Punkt ausgehendes Elektronenstrahlbündel durch ein längsgerichtetes Magnetfeld wieder in einem Punkt vereinigt wird, wirken die Magnetfelder wie die optischen Linsen des Lichtmikroskopes.

Die Strahlung geht von einer Elektronenquelle - einem durch einen Heizstrom zum Glühen gebrachten Wolframdraht - aus, deren Kathodenstrahlbündel auf das Objekt gerichtet ist. Dieses wird durch eine magnetische Linse, die "Objektivspule", vergrößert abgebildet. Das Bild wird dann nochmals durch die "Projektionsspule" vergrößert und auf einen Leuchtschirm oder eine photographische Platte geworfen. Die Brechkraft der elektromagnetischen Linsen und damit die Vergrößerung des Elektronenmikroskopes kann durch Änderung des in den Elektromagneten fließenden Stromes reguliert werden, da die Ablenkbarkeit der Elektronenstrahlen neben ihrer Geschwindigkeit auch von der Stärke des Magnetfeldes abhängt. Es ist jedoch ein Vakuum von $10^{-4} - 10^{-5}$ Torr erforderlich, da

sich die Kathodenstrahlen nur im Hochvakuum ausbreiten. Feuchtes, lebendes Gewebe kann daher nicht untersucht werden.

Da gewöhnliche, lichtempfindliche Platten von Kathodenstrahlen geschwärzt werden, ist es möglich, mit einer photographischen Einrichtung die Befunde aufzunehmen.

Herstellung der Präparate:

Es ist eine Erfahrung der Pathologie, daß schon eine kurzfristige Ischämie morphologisch faßbare Veränderungen setzt. Wir waren somit vor die große Schwierigkeit gestellt, die Zeitspanne von der Durchtrennung der Blutzufuhr bis zum Einbringen des Netzhautgewebes in die Fixierlösung möglichst gering zu halten.

Der Bulbus der mit Pernoxon narkotisierten Rhesusaffen (*Macaca rhesus*) wurde in der Orbita freipräpariert und von seinem Muskelapparat getrennt. Erst am Ende wurde durch einen Scherenschlag der Nervus opticus durchtrennt und somit die Blutzufuhr unterbunden. Sofort danach wurde der Bulbus äquatorial aufgeschnitten und aus seiner hinteren Hälfte ca 1 mm² große Netzhautstückchen von der Gefäßhaut abpräpariert und in eine mit Na-Acetat und Na-Veronal auf pH 7,4 gepufferte Osmiumtetroxydlösung gebracht, wie es PALADE (1952) und später WATSON (1958) angegeben haben. Das langsame Eindringen des Osmiumtetroxydes machte es notwendig, sehr kleine Stückchen für die Fixierung zu schneiden. Die Fixierlösung wurde auf 4°C vorgekühlt, da bei diesen niedrigen Temperaturen die zum autolytischen Zellzerfall führenden postmortalen enzymatischen Prozesse sehr viel langsamer ablaufen, der Fixierungsvorgang aber dadurch nicht gestört wird und gleichermaßen fortschreitet. Er führt zur Denaturierung der Zelleiweiße. Die Fixation dauerte ca. 2 Stunden. Dann wurde das Präparat in langsam steigenden Alkoholreihen dehydratisiert, da das Einbettungsmittel Methacrylat nicht wasserlöslich ist. Wir fingen mit 25%igem Äthylalkohol für eine Stunde an, gingen dann auf 35, 50, 60, 70, 80, 90, 96%igen Alkohol für jeweils eine halbe Stunde über, um am Ende noch eine Stunde in absolutem Alkohol zu entwässern. Je geringer der Sprung

von einer Alkoholkonzentration zur andern ist, desto gewebeschonender verläuft der Dehydrationsvorgang.

Nun wurde die Alkohollösung über Aceton in das Einbettungsmittel Methacrylat überführt. Es wurde zuerst für eine Stunde das Präparat in eine Alkoholacetonstufe von 50 Teilen Aceton und dann für eine Stunde in 100%iges Aceton gebracht. Im nächsten Schritt wurde für 20 Minuten in 50 % Aceton und 50 % Methacrylsäure-Butylester übergegangen und dann aus Gründen der Reinlichkeit noch 2mal in 50 Aceton : 50 Methacrylsäure-Butylester umgelegt, um danach für eine Stunde in 100%iges Metacrylsäure-Butylester übergehen zu können. Reiner Butylester ist sehr weich. Wir setzten deshalb eine Lösung von 80 Teilen Methacrylsäure-Butylester und 20 Teilen Methacrylsäure-Methylester mit 1%igem frischem Benzoylperoxyd als Katalysator an, um das Präparat in dieser Lösung sich härten zu lassen. Der Anteil von Methacrylsäure-Methylester, kurz Methylmethacrylat genannt, bestimmt die Härte des Präparates. Das Netzhautstückchen wurde im letztgenannten Gemisch in eine Gelatinekanzel gegossen und zur Polymerisation 24 Stunden lang bei 38 - 42°C in den Trockenschrank gebracht. Nach Abschluß der Polymerisation entnahmen wir den Präparatblock aus der Gelatinekanzel schnitten das das Gewebestück enthaltende Ende pyramidenförmig zu und spannten ihn in die Objekthalterung des LEITZ-Mikrotoms ein. Das Diamantmesser ist in einem Rotor befestigt. Um ultradünne Schnitte zu erzielen, wird seine Ausdehnung zum Präparatblock hin durch thermische Ausdehnung des Rotors bewirkt, die 1. durch die Stromzufuhr und 2. durch die Rotationsgeschwindigkeit aufs feinste reguliert werden kann. Die Schnitte fallen in die mit Aqua destillata gefüllte Objektfängerwanne, die am Mikrotom angebracht ist. Die schwimmenden Schnitte, die als kleine, schillernde Flecken auf der Wasseroberfläche schweben, wurden mit den Trägernetzen aufgefischt, die dann im Elektronenmikroskop als Objektträger dienen. Es handelt sich dabei um hauchdünne, scheibchenförmige Kupfernetze mit einem Durchmesser von knapp 2 mm. Sie haben überdies noch die

Aufgabe, die bei dem Elektronenbeschuß entstehende Wärme abzuleiten und so das Präparat vor Überhitzen und Schmelzen zu schützen.

Zu den Untersuchungen diene das SIEMENS-Elektronenmikroskop "ELMISKOP I".

An dieser Stelle sei Herrn Dr.KEHLER und Herrn FISCHER von den Farbwerken HÖCHST für die großzügige und stets freundliche Unterstützung bestens gedankt.

HISTOLOGISCHE GLIEDERUNG

Die Feinstruktur der Netzhaut konnte mit den bisherigen histologischen Untersuchungsmethoden nach ihrer unterschiedlichen zellulären Schichtung unterteilt werden.

Klassisch histologische Beschreibungen geben:

SCHULTZE (1872), RAMON Y CAJAL (1894), AREY (1932, KOLMER (1936) WALLS (1942), DETWILER (1943) und andere. In histologischen Schnitten erscheint die Netzhaut aus Schichten aufgebaut. Von außen nach innen ergibt sich dabei folgende Gliederung:

1. Pigmentepithel, stratum pigmenti.
2. Schicht der Sinneszellen, der Stäbchen und Zapfen.
3. Äußere Grenzmembran, membrana limitans externa.
4. Äußere Körnerschicht; das sind die kerntragenden Abschnitte der Sinneszellen, Schicht 2 und 4 bilden zusammen die Neuroepithelschicht.
5. Äußere retikuläre Schicht, aufgebaut aus den Neuriten der Sinneszellen und Dendriten der Bipolaren.
6. Innere Körnerschicht, bestehend aus den Zellen des II. Neurons, den Bipolaren.
7. Innere retikuläre Schicht: Neurite der Bipolaren und Dendriten der Sehnervenzellen, des III. Neurons.
8. Ganglienzellschicht, stratum ganglionare nervi optici, Zellen des III. Neurons.
9. Nervenfaserschicht: Neurite der Zellen des III. Neurons
10. Innere Grenzmembran, membrana limitans interna.

Abb. 1

Schematischer Querschnitt durch die Netzhaut des Rhesusaffen.

Den skleralen Abschluß bildet die BRUCHsche Membran, die von zwei optisch dichten Streifen durchzogen wird. Die Pigmentepithelzellen sitzen ihr mit ihren basalen Einfaltungen auf. Die optisch dichten Pigmentkörnchen finden sich vorwiegend im apikalen Bereich der Zelle und besonders in den Zytoplasmafortsätzen, welche die Rezeptoraußenglieder umgeben.

An der Basis der Zytoplasmafortsätze der Pigmentepithelzelle ist ihre Zellwand zu den sog. terminal bars verdichtet, die in ihrer Gesamtheit als gefensterte Membran erscheinen.

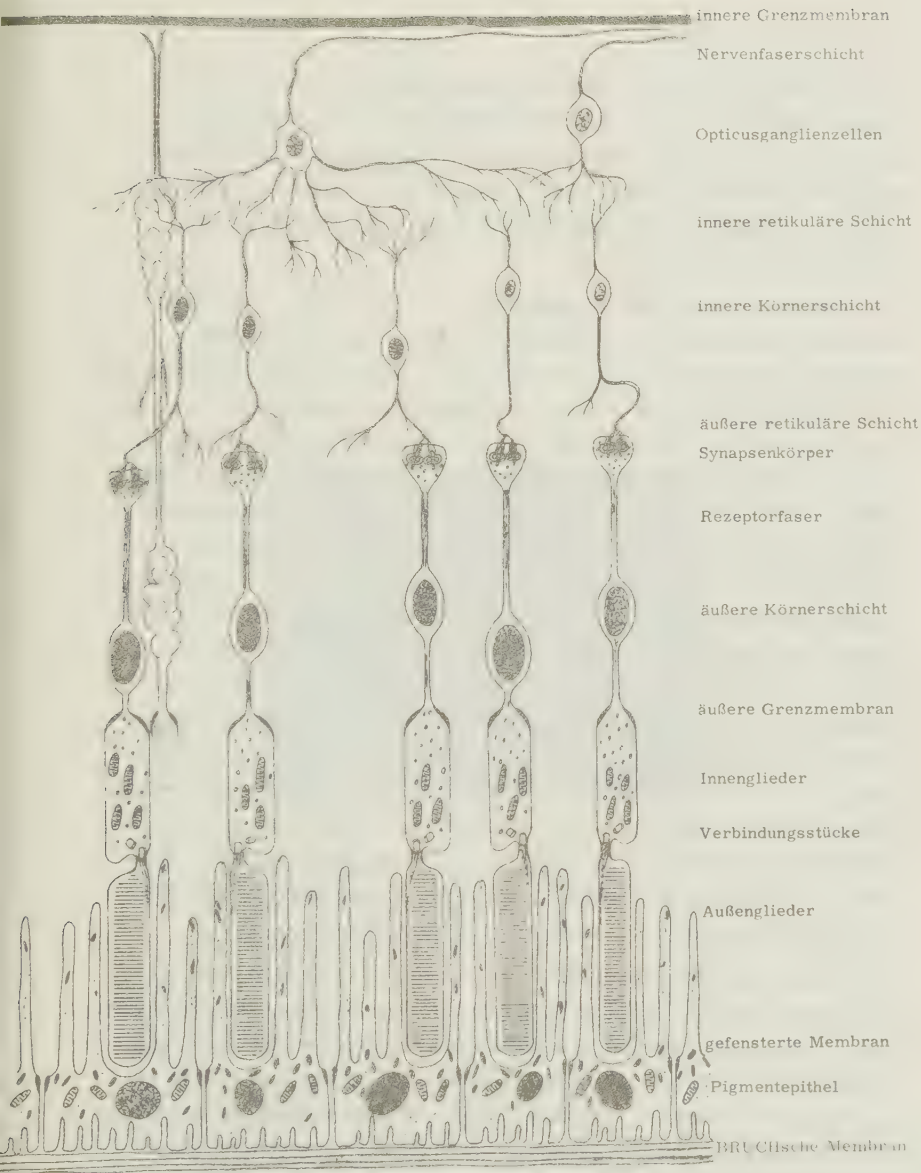
Die mit Doppelmembranscheibchen ausgefüllten Außenglieder sind über das taillenartig eingeschnürte Verbindungsstück mit dem an Mitochondrien reichen Innenglied verbunden.

Im skleralen Abschnitt des Innengliedes liegen 2 zylindrige Basalkörperchen, und von dem einen zieht ein Kranz von 9 Fibrillen seitlich ins Außenglied hinein. Der sich verjüngende glaskörperwärts gelegene Abschnitt des Innengliedes zeigt Plasmamembranverdichtungen, sog. terminal bars, die mit den gleichen Strukturen der MÜLLERSchen Zellen (links im Schema) die sog. Membrana limitans externa aufbauen.

Der kernhaltige Abschnitt der Photorezeptoren bildet die äußere Körnerschicht. Danach verjüngt sich das I. Neuron wieder zur Rezeptorfaser, die mit dem Synapsenkörper endet. Hier in der äußeren retikulären Schicht nehmen die Dendriten der bipolaren Ganglienzellen, des II. Neurons, Kontakt mit den Vakuolen in den Synapsenkörpern der Photorezeptoren auf. Skleral liegt diesen Vakuolen ein optisch dichtes Band, das sog. Synapsenband (im Schema quer getroffen und nur als kleiner dunkler Fortsatz erkennbar), auf, umgeben von kleinen Bläschen, den sog. Synapsenbläschen.

Die Zellkörper der bipolaren Ganglienzellen liegen in der inneren Körnerschicht. Ihre Neuriten bilden zusammen mit den Dendriten des III. Neurons die innere retikuläre Schicht.

Die Opticusganglienzellen liegen in einer Reihe und senden ihre Neuriten, welche die der Membrana limitans anliegende Nervenfaserschicht bilden, zur Papille. Die innere Grenzmembran schließt die Netzhaut zum Glaskörper hin ab.



Das Pigmentepithel

Dem Pigmentepithel liegt die Choriocapillaris an. In dieser Schicht fällt als Besonderheit auf, daß die Endothelzellen der Kapillaren sehr dünn und zytoplasma-arm sind und zwischen sich Aussparungen zeigen. IWAKI (1959), YAMADA (1960 und YOSHIDA (1961) hoben dieses Charakteristikum hervor.

Die Aderhaut ist vom Pigmentepithel durch die BRUCHsche Membran getrennt. Lichtmikroskopisch besteht diese "Glas"membran aus 2 Schichten. Die äußere (zur Sklera hin) ist aus elastischen Fasern aufgebaut, während die innere (zum Glaskörper hin) eine Kutikularmembran darstellt, die vom Pigmentepithel sezerniert sein soll. Nach COHEN (1960) besteht die BRUCHsche Membran elektronenmikroskopisch aus 2 Basalmembranen mit einer dazwischenliegenden fibrösen Schicht. AKIYA (1961, 1962) bestätigte die Befunde COHENS. OKUDA (1962) jedoch schildert sie als komplexe osmiophile Schicht, deren dicker äußerer Anteil Poren zur Choriocapillaris hin offen hält. Auch in unseren Untersuchungen am Rhesusaffen erscheinen 2 osmiophile Streifen in der ca. 80 m μ dicken BRUCHschen Membran, von denen der äußere (zur Aderhaut hin) eine wechselnde Dicke hat und viele Unterbrechungen aufweist. Die Streifen erreichen eine maximale Dicke von 10 m μ . Die Intensität der Osmiophilie erlaubt keine bindenden Rückschlüsse über die chemische Zusammensetzung.

Das Pigmentepithel besteht aus einer einzelnen Zelllage. Die meist gleich großen Zellen werden untereinander durch eine Neurokeratin-Zement-Substanz verbunden (HOGAN und ZIMMERMAN, 1962). Nach Silbernitratfärbung treten die Neurokeratin-septen zwischen den Zellen deutlich hervor (KACZUROWSKI, 1962). Dadurch füllen in Querschnitten die meist hexagonalen Zellen ein wabenartiges Gitter aus.



Abb. 2 Querschnitt durch die BRUCHSche Membran des Rhesusaffen. (Elektronenmikroskopische Aufnahme 24 000). Sie ist ca. 80 m μ dick und enthält zwei osmio-
phile Streifen von maximal 10 m μ Dicke. Der äußere (zur Aderhaut hin gelegene Streifen (a) hat eine wechselnde Dicke und weist mehrere Unterbrechungen auf. Die Anlagerung von Pigmentkörnern (P) erfolgte als Artefakt beim Fixierungsvorgang. Zart angedeutet ziehen die basalen Einfältelungen (b) ins Innere der Pigmentenithelzelle.

Übereinstimmend berichteten die Untersucher IWAKI (1959), WISLOCKI und LADMAN (1955), YOSHIDA (1961), YAMADA (1961) und OKUDA (1962), daß die Zellmembran der Pigmentepithelzelle von Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren in ihrem basalen, der Chorioidea zugekehrten Abschnitt ca. 1 μ tiefe Einfaltungen senkrecht ins Zytoplasma hinein aufweist, die dort nach YOSHIDA und YAMADA mit dem sog. endoplasmatischen Retikulum in Verbindung gesehen werden. In Tangentialschnitten erscheinen diese "basal infoldings" als zahlreiche zarte Kreise mit einem Durchmesser von 20 - 100 $m\mu$ (OKUDA). Es läßt sich daraus schließen, daß jede Einfaltung wie ein röhrenförmiger Zahn in die Zelle vorspringt. Sie führen zu einer starken Vergrößerung der Zelloberfläche. Auch das Pigmentepithel des Rhesusaffen weist diese basalen Einfaltungen auf.

Auf diese basale Zone der Pigmentepithelzelle folgt nach innen eine Zone, die den Zellkern birgt und durch den Gehalt bestimmter Zellorganellen charakterisiert ist. Der Kern erscheint bei allen darauf untersuchten Spezies rund bis oval und ist von einer porösen Doppelmembran umgeben. zwei optisch dichte Schichten schließen eine optisch dünnere ein. OKUDA (1962) beobachtete, daß die äußere Membran stellenweise kontinuierlich in die Strukturen des endoplasmatischen Retikulums übergeht. bei den meisten Tierarten und beim Menschen ist die Chromatinsubstanz des Kernes feinkörnig. Nur bei wenigen Tieren, z. B. bei der Eidechse, bildete sie viele knötchenförmige Verdichtungen (OKUDA).

Die Pigmentepithelzelle zeichnet sich durch den Gehalt einer bestimmten Zellorganelle aus, die den größten Teil der Zelle ausfüllt. Es ist das sog. endoplasmatische Retikulum, ein System von Zytomembranen in Gestalt eines Gitterwerkes aus hohlen, gefensterten Platten, die durch kurze Querverbindungen miteinander kommunizieren (PORTER, 1957). Außer der erwähnten Verbindungen mit der Kernmembran besteht höchstwahrscheinlich auch eine Kontinuität zwischen

dem Membrangitter und der die Zelloberfläche bildenden Membran, dem sog. Plasmalemm. In elektronenoptischen Schnitten erscheint das endoplasmatische Retikulum meist als Kanälchen oder Röhrchen und Bläschen. Kleine Granula von 100 - 200 Å entlang den Membranen dieser Organellen geben den Strukturen manchmal ein rosettenartiges Aussehen.

Weiterhin kommen in dieser Zone viele sog. Lamellen- oder Myeloidkörper vor. Sie sind meist rund oder halbmondförmig und zeigen polarisationsoptisch eine Doppelbrechung (OKUDA, 1962). Elektronenoptisch sind sie aus dicht gelagerten Lamellen aufgebaut, die an ihrem Rande kontinuierlich in das sie umgebende endoplasmatische Retikulum übergehen (IWAKI, 1959, YAMADA, 1960, YAMADA, 1961, OKUDA, 1962). Eine große Zahl solcher Lamellenkörper kommt im Pigmentepithel von Reptilien und Amphibien vor, bei Fischen finden sich nur wenige (OKUDA, 1962). Die meisten Säugetiere haben keine Lamellenkörper (YAMADA, 1961).

Auch ist der Gehalt an Mitochondrien in dieser Zellzone groß. Sie liegen hauptsächlich in Kernnähe und haben runde und elliptische, jedoch meist stäbchenförmige Gestalt von $3 \times 0,2 \mu$ (YAMADA, 1961, OKUDA, 1962). Sie zeigen den typischen Aufbau von Mitochondrien: Eine Doppelmembran umgibt diese Zellorganellen, wobei die innere Membran Falten ins Innere wirft, die als "cristae mitochondriales" bekannt sind.

In Zellen, die keine basalen Einfältelungen aufweisen, wie z.B. beim Frosch und Fisch, liegen sie auch nahe der äußeren Zellmembran. In der apikalen Zellzone und besonders in den Zellfortsätzen fehlen sie.

Nahe dem Zellkern liegt auch der Golgiapparat, der im Schnitt hauptsächlich aus Membranen und Bläschen aufgebaut erscheint (IWAKI, 1959, YOSHIDA, 1961).

Als weiteren Zellbestandteil fand OKUDA (1962), besonders beim Frosch, zwei Arten von sog. Öltröpfchen: Das eine war so groß wie der Zellkern, hatte eine raue Oberfläche und eine homogene, stark osmiophile Struktur. Das andere war kleiner und hatte eine zarte Oberfläche und teils runde ellipthische oder hantelförmige Gestalt. Seine Innenstruktur ist jedoch von ungefähr 40 Å dicken, stark osmiophilen Membranen aufgebaut, die durch helle, gleich weite Zwischenräume voneinander getrennt werden. OKUDA ist der Meinung, daß sich dieses zweite "Öltröpfchen" aus bimolekularen Lipoidmembranen zusammensetzt.

Ungefähr auf Kernhöhe weisen auf einer Strecke von ungefähr 1μ die sich benachbarten Zellmembranen Verdickungen ihrer Wand auf, die die sog. "terminal bars" des anglo-amerikanischen Schrifttums bilden (IWAKI, 1959, YAMADA, 1961).

AKIYA (1961, 1962) und YOSHIDA (1961) beschrieben in ihren Untersuchungen die gleichen Strukturen, nannten sie jedoch "Desmosome". Diese Wandverdickungen liegen immer auf gleicher Zellhöhe, was in Querschnitten zu einer "gefensterten" Struktur führt.

Charakteristisch für die apikale Zellzone sind die Pigmentkörner. Sie sind elektronenoptisch sehr dicht und homogen und haben eine runde, ovale, spindelige oder stäbchenförmige Gestalt. Beim Rhesusaffen herrscht die ovale Form vor. Die homogenen, optisch dichten Pigmentkörner weisen bei dieser Spezies eine Dicke von 250 - 350 $m\mu$ auf und sind bis zu 750 $m\mu$ lang.

An der den Sinneszellen zugewandten Seite zeigen die Pigmentzellen als besondere Differenzierung zottenartige Zellfortsätze, die sich zwischen die Außenglieder der Sehzellen erstrecken. Obwohl der Kontakt sehr eng ist, will nur AKIYA (1961) eine direkte Verbindung zwischen Epithelzellfortsatz und Rezentoraußenglied beobachten haben.

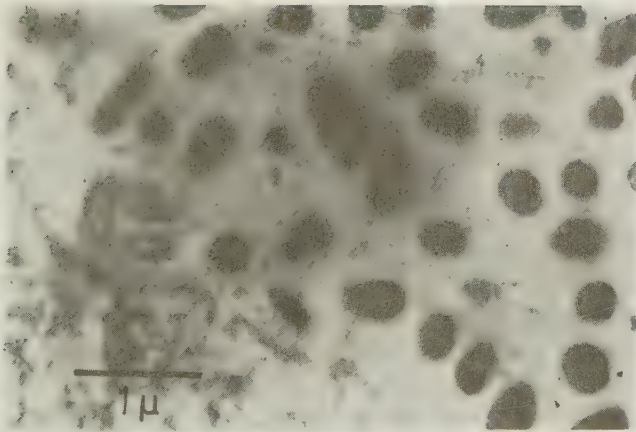


Abb. 3: Pigmentgranula.

Elektronenmikroskop. Aufnahme (23 000 fach)

Die homogenen optisch dichten Pigmentkörner weisen meist ovale, doch teils auch runde und längliche Form auf. Sie sind $250\text{ m}\mu$ - $350\text{ m}\mu$ dick und bis zu $750\text{ m}\mu$ lang.

YAMADA (1961) zählte an einer Pigmentzelle der Schildkröte über 20 Fortsätze. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien sind die Fortsätze sehr dick und enthalten viele Pigmentkörner und endoplasmatisches Retikulum. Bei Säugetieren sind sie sehr schlank und kurz - in der Tat zottenartig - und enthalten nur wenig Pigmentkörnchen und endoplasmatisches Retikulum (OKUDA, 1962, IWAKI, 1959).

DIE SINNESZELLEN

Die Stäbchenzelle

Die Erforschung der Ultrastruktur der Rezeptorzellen hat in den letzten Jahren wesentliche Fortschritte gemacht. Die Verwendung von Netzhäuten verschiedener Spezies hat entscheidend dazu beigetragen, die Deutung des verwickelten anatomischen Aufbaues zu erleichtern und die Bauprinzipien zu erkennen. Die Befunde der klassischen Histologie konnten dabei bestätigt werden:

Die Stäbchenzelle besteht von außen nach innen (von der Sklera zum Gaskörper) aus einem Außenglied mit querverlaufenden Lamellen, die SCHMIDT (1934) schon polarisationsoptisch untersucht hatte. Die Verbindung zu dem an Mitochondrien reichen Innenglied stellt das kurze, schmale Verbindungsstück her, welches von Fibrillen durchzogen wird, die aus einem im apikalen Bereich des Innengliedes gelegenen Basalkörperchen entspringen. An das Innenglied schließt sich die Stäbchenfaser an, die in einer Anschwellung den Kern der Stäbchenzelle trägt. Die Vielzahl dieser Kerne bildet die äußere Körnerschicht. Proximal vom Kernabschnitt verjüngt sich die Zelle wieder zur Stäbchenfaser, die mit einer weiteren Anschwellung, dem sog. Spherule, endet, um im Bereich der äußeren retikulären Schicht mit den Dendriten des zweiten Neurons, den Bipolaren, synaptische Verbindungen einzugehen.

Die größte Aufmerksamkeit der Ultrastrukturforscher gilt den Stäbchenaußengliedern, da diese die Pigmente zu enthalten scheinen, deren Energieabsorption den Sehprozeß in Gang setzt, wie HUBBARD und KROPF (1959) vermuten.

Untersuchungen am

Barsch (SJÖSTRAND, 1953, 1958)

Frosch (YAMADA, 1957/MOODY und ROBERTSON, 1960/OKUDA, 1961)

Kröte (LASANSKY und DE ROBERTIS, 1960/SJÖSTRAND und ELFVIN, 1956)

Eidechse (CARASSO, 1957/OKUDA, 1961)

Hühnchen, Schildkröte, Fisch, Aal (OKUDA, 1961)

Maus (DE ROBERTIS, 1956/COHEN, 1960/AKIYA, 1961, 1962)

Meerschweinchen (SJÖSTRAND, 1949, 1953/OKUDA, 1961)

Kaninchen (DE ROBERTIS und FRANCHI, 1956)

Kätzchen (TOKUYASU und YAMADA, 1959)

Affe (COHEN, 1961)

Mensch (YAMADA, TOKUYASU und IWAKI, 1958/MISSOTTEN und VAN IITERBEEK, 1959/MISSOTTEN, 1960)

haben alle zu der Auffassung geführt, daß das Stäbchenaußenglied eine Säule darstellt, die zahlreiche "Scheibchen" (SJÖSTRAND) oder "platte Säckchen" (DE ROBERTIS) enthält. SJÖSTRAND gebührt das Verdienst, die ersten und reichhaltigsten elektronenoptischen Befunde über die Photorezeptoren vorgelegt zu haben. Er stellte schon früh Messungen über die Scheibchen im Stäbchenaußenglied an. Durch Ultraschallfragmentation von Stäbchenaußengliedern des Meerschweinchens erhielt er eine Dispersion dünner Scheibchen mit fast runder Begrenzung. Messungen ergaben bei den dünnsten Scheibchen eine Dicke von $30 \text{ \AA}$, das er als das Elementarscheibchen ansah. Dies hatte einen dickeren, engen Randwulst von $70 - 80 \text{ \AA}$ und eine seitliche Einkerbung.

Die meisten Scheibchen maßen $140 \text{ \AA}$ in der Dicke und Vielfache davon. SJÖSTRAND vermutete, daß die $30 \text{ \AA}$ dicken

Scheibchen aus einer Proteinmembran bestehen - nur so konnte er sich ihre Haltbarkeit bei der Ultraschallbehandlung erklären - und daß je zwei dieser Proteinlamellen eine weniger stabile Lipoidschicht einschließen, was zusammen die am meisten gefundene Dicke von $140 \text{ \AA}$ ergibt. In weiteren Untersuchungen (1953, 1958) konnte er diese Vermutungen bestätigen. Beim Meerschweinchen sind im Außenstiel 700 dieser Doppelmembranscheibchen aufgestapelt, die aus zwei je $30 \text{ \AA}$ dicken osmiophilen Schichten bestehen, welche am Rande miteinander verschmolzen sind und einen $70 - 80 \text{ \AA}$ weiten, weniger osmiophilen Zwischenraum einschließen.

Während SJÖSTRAND an den Scheibchen des Barsches keinen seitlichen Einschnitt fand, konnte er beim Frosch und der Kröte an den Scheibchen des Stäbchenaußengliedes mehrere Einschnitte nachweisen. DE ROBERTIS fand beim Kaninchen und der Maus jeweils auch nur einen seitlichen Einschnitt.

Röhrenförmige Strukturen an den inneren Enden der Einschnitte scheinen die beiden Membranen untereinander zu verbinden, glaubt SJÖSTRAND. COHEN (1960) beschrieb diese Strukturen als zottenartig; doch liegen genauere Untersuchungen bislang nicht vor.

Die Scheibchen im Stäbchenaußenglied aller von den oben genannten Untersuchern beschriebenen Wirbeltiere zeigen prinzipiell den gleichen Membranaufbau, wie die beschriebenen des Meerschweinchens, weichen nur etwas in der Dicke und im Abstand der Schichten sowie in der Anzahl der seitlichen Einschnitte voneinander ab. Die Gleichartigkeit des submikroskopischen Bauprinzipis gilt gleichermaßen für die Stäbchen des Menschen, wie MISSOTTEN (1960) zeigen konnte. Im Außenglied sind hier ca. 1 000 Doppelmembranscheibchen aufgestapelt. Sie haben eine Dicke von ungefähr $150 \text{ \AA}$ und sind durch einen hellen $100 \text{ \AA}$ weiten Streifen von den Nachbarscheibchen entfernt. Sie weisen

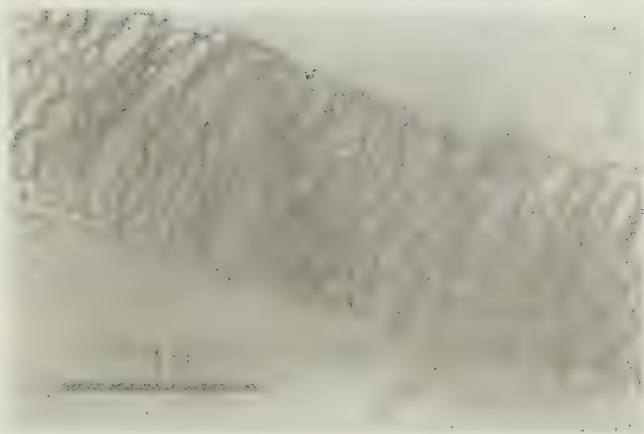


Abb.4: Längsschnitt durch ein Stäbchen-
außenglied des Rhesusaffen (35 000 fach
elektronenmikr. Vergr.). Die Dicke der Dop-
pelmembranscheibchen, gemessen seitlich an
der Verschmelzungsstelle der beiden Einzel-
membranen, beträgt durchschnittlich 200 Å.
(Die Wellung und interlamelläre Ausweitung
sind Artefakte). Das Außenglied wird von
einer Plasmamembran umgeben.

alle an der gleichen Seite einen Einschnitt auf, an dem Fibrillen lang ziehen, die sich durch das Verbindungsstück zum skleralen Pol des Innengliedes verfolgen lassen.

An dem von uns untersuchten Rhesusaffen bestätigt sich weiterhin das Bauprinzip der Rezeptoren. Die Scheibchen dieser Spezies bestehen aus zwei Einzelmembranen, welche jeweils in der Mitte etwas aufgehellt erscheinen. Am Rande werden sie stärker osmiophil und verschmelzen miteinander zu einem Doppelmembranscheibchen. Die Scheibchen haben eine durchschnittliche Dicke von 200 Å und sind im Abstand von ungefähr 250 Å übereinander geschichtet. Durch die Präparation entstehen artefiziell blasige, unregelmäßige Spalträume zwischen den einzelnen Scheibchen. Je nach der Schnittebene des Längsschnittes erscheinen die Doppelmembranscheibchen halbiert. Daraus läßt sich vermuten, daß auch der Rhesusaffe einen seitlichen Einschnitt an seinen Doppelmembranscheibchen des Stäbchenaußengliedes hat.

Jede Tierart hat eine konstante Anzahl von Doppelmembranscheibchen im Stäbchenaußenglied. Das führt zu einer unterschiedlichen Länge der Außenglieder, wie sie SIOMAN (1957) mit folgenden Maßen angibt:

Spezies	Durchmesser in μ	Länge in μ
Frosch	6,83 $\pm$ 0,55	55 $\pm$ 8
Salamander	9,2 $\pm$ 1,1	46 $\pm$ 7
Ratte	1,4 $\pm$ 0,2	13 $\pm$ 1,0
Maus	1,3 $\pm$ 0,2	11,2 $\pm$ 0,6
Affe	periphere Retina	1,8 $\pm$ 0,3
	zentrale Retina	1,3 $\pm$ 0,2
		17 $\pm$ 1,8

Auch in unseren Untersuchungen am Rhesusaffen differierte der Wert von $1,5\mu$ für den Durchmesser des Stäbchenaußengliedes um $\pm 0,3\mu$.



Abb.5: Längsschnitt durch ein Stäbchenaußenglied (elektronenmikroskopische Aufnahme 10 000-fach). Das artefiziell abgeknickte Innenglied ist schräg getroffen. Die Doppelmembranscheibchen des Stäbchenaußengliedes erscheinen in dieser Schnitthöhe halbiert. Näheres siehe Text!

Die im Außenglied quer gelegenen Scheibchen sind so übereinandergelagert, daß ihre Einschnitte immer aufeinander-treffen. Die Scheibchen reichen bis an die Zellmembran und füllen in ihrer Gesamtheit das Außenglied aus.

Das Stäbchenaußenglied wird eingehüllt durch eine Plasmamembran, die im Elektronenmikroskop dreischichtig erscheint:

Zwei optisch dichte Linien sind durch eine hellere Linie voneinander getrennt. Das ließ sich auch in unseren Untersuchungen am Rhesusaffen bestätigen. Die Gesamtdicke der Zellmembran beträgt ungefähr $50 \text{ m}\mu$.

VERBINDUNGSSTÜCK

Außenglied und Innenglied der Stäbchenzelle werden durch eine besondere Struktur, das sog. Verbindungsstück, miteinander verbunden. Es ist durchschnittlich $0,5 \mu$ lang, taillenartig gegen Außen- und Innenglied eingeschnürt, aber exzentrisch zu beiden gelegen. Ein Fibrillenkranz, der aus einem Basalkörperchen entspringt und seitlich ins Außenglied zieht, scheint beiden Strukturen Halt zu geben. Genauere Untersuchungen von DE ROBERTIS (1956), SJÖSTRAND (1958), TOKUYASU und YAMADA (1959), MISSOTTEN und VAN ITTERBEEK (1959) haben den Feinbau dieser Strukturen aufgehehlt:

Im skleralen Ende des Innengliedes findet sich eine optisch sehr dichte Struktur. Sie hat die Form eines Zylinders und mißt ungefähr $0,35 \mu$ in der Länge und $0,2 \mu$ in der Breite, wie MISSOTTEN (1960) an Stäbchenzellen der menschlichen Netzhaut fand. Diese Struktur wird Basalkörper genannt und liegt direkt am Übergang zum Verbindungsstück, parallel zur Achse von Innen- und Außenglied. Aus unseren Untersuchungen geht hervor, daß der zylindrige Basalkörper aus einem Gerüst von 9 stark osmiophilen Pfeilern besteht. Sie sind im Kreis von ca. $250 \text{ m}\mu$ Durchmesser angeordnet. Die Verbindung zwischen den

9 Pfeilern, die die Wand des Zylinders mitaufbaut, ist weniger osmiophil. Das Innere des Basalkörpers erscheint auf Querschnitten optisch hell. Aus seinem skleralen Ende entspringt ein Kranz von 9 Fibrillen. Jede einzelne Fibrille erscheint in radiärer Richtung halbiert wie eine Kaffeebohne, berichten TOKUYASU und YAMADA (1959) nach ihren Untersuchungen an Kätzchen. Der Fibrillenkranz zieht frei durch das Zytoplasma des Verbindungsstückes und erstreckt sich weit ins Außenglied. COHEN (1960) beobachtete bei der Maus, daß er an den seitlichen Einschnitten der Doppelmembranscheibchen liegt. Er vergleicht den Fibrillenkranz wegen seiner Lage zu den Scheibchen mit einem "Rückgrat". In gleicher Höhe, wo die 9 Fibrillen entspringen, erstrecken sich von der Außenkante des Basalkörpers 9 kurze dünne Fortsätze schräg nach lateral-außen zum Anfangsteil des Verbindungsstückes (TOKUYASU und YAMADA, 1959). Sie inserieren in seiner Plasmamembran und stellen so eine Verbindung von Basalkörper zur Zellmembran her, wie aus der Abb. 8 hervorgeht. Die Zellmembran selbst ist jeweils in der Höhe, wo frei im Plasma die 9 Fibrillen verlaufen, zu 9 "Bändern" verdichtet, was in Querschnitten so aussieht als ob 2 konzentrische Kränze von je 9 Fibrillen durch das Verbindungsstück ziehen, der innere frei im Zytoplasma, der äußere in der Wand der Zellmembran, wie SJÖSTRAND und DE ROBERTIS und andere annahmen. Die äußeren 9 Fibrillen beginnen an den Stellen, wo die von der Außenkante des Basalkörpers entspringenden dünnen Fortsätze die Plasmamembran erreichen. Sie ziehen im Gegensatz zum inneren Fibrillenkranz nur bis zum skleralen Ende des Verbindungsstückes. Gelegentlich fanden TOKUYASU und YAMADA (1959) beim Kätzchen dünne Faserbrücken quer die beiden längsverlaufenden Fibrillenkranze miteinander verbindend. Von den Seitenwänden des zylindrigen Basalkörpers sahen sie kurze, keulenförmige



Abb. 6:



Abb. 7:

Querschnitte durch den skleralen Pol des Stäbcheninnengliedes (Elektronenmikr. Vergrößerung jeweils 30 000-fach). Das exzentrisch gelegene Basalkörperchen wird von einem Gerüst aus 9 stark osmio-
philen Pfeilern aufgebaut, die hier quer-
getroffen sind. Sein Durchmesser beträgt
200 - 250 $m\mu$. Das Innere des zylindri-
gen Basalkörperchens ist ontisch hell.
Von seiner Seitenwand gehen keulenför-
mige Fortsätze (P) ab. Die Mitochon-
drien im Innenglied sind hier etwas durch
Hypoxie während der Präparation geschä-
digt.

Abb. 8:

Schematische Darstellung eines Stäbchenaußengliedes.

Von dem im distalen Abschnitt des Innengliedes gelegenen zylindrischen Basalkörperchen, das selbst aus 9 osmiophilen Pfeilern aufgebaut ist, geht ein Kranz von 9 Fibrillen aus, der ins Außenglied zieht und dort exentrisch jeweils in den seitlichen Einschnitten der Doppelmembranscheibchen liegt. Von der Seitenwand des Basalkörperchen gehen keulenförmige Fortsätze aus. Weiterhin ziehen von seinem skleralen Rand dünne Fortsätze zum Fußpunkt des Verbindungsstückes, wo dessen Plasmamembran durch 9 längsverlaufende Bänder korsettartig verstärkt ist. In der Höhe des Verbindungsstückes ergeben sich somit 2 Fibrillenkränze im Querschnitt. Vom proximalen Ende des Basalkörperchen geht die quergestreifte Wurzelfaser aus. Seitlich liegt das 2. Basalkörperchen.



Querschnitt des
Verbindungs-
stückes

Fortsätze ablesen, die wir in unseren Untersuchungen am Rhesusaffen bestätigen können. (siehe Abb. 5.) Vom Fuße des Basalkörpers geht eine faserartige Struktur aus, die weit in das Innenglied hineinreicht und von den dort reichlich vorhandenen Mitochondrien gefüllt aufnimmt. Diese "Wurzelfaser" zeigt elektronenoptisch eine regelmäßige Querstreifung mit Perioden von 67 nm beim Menschen (MISSOTTEN, 1960) bzw. 57 nm bei jungen Kätzchen vor Öffnen der Augen (YOKUYASU und YAMADA, 1980). MISSOTTEN untersuchte diese Perioden beim Menschen noch eingehender und fand, daß sie sich zusammensetzen aus einem 250 Å dicken optisch hellen und einem 450 Å dicken optisch dichten Streifen. Letzterer wird noch einmal halbiert durch einen ganz dünnen optisch hellen Streifen (vergl. Abb. 8).

Übereinstimmend wird von allen Untersuchern ein seitliches Basalkörperchen beschrieben, das seitlich und etwas tiefer im Innenglied gelegen ist. Bis jetzt konnte nur COHEN (1960) bei der Maus anweisen, daß auch von diesem zweiten Basalkörperchen Fasern ausgehen. Er fand eine Wurzelfaser von seinem Fußende ausgehen und sich der langen Wurzelfaser des vorgeschriebenen Basalkörperchen zugesellen. COHEN hat hervor, daß den Wurzelfasern in ihrem Verlauf durch das Innenglied Vakuolen zugeordnet sind, die in die Vakuolen des Golgiapparates übergehen. Er sieht sie als Ausdehnung des Golgi-Areals an. Es wurde noch nie beobachtet, daß Fibrillenstrukturen vom skleralen Pol des zweiten, tiefer gelegenen Basalkörperchens ausgehen.

DAS INNENGLIED

Der apikale Abschnitt des Innengliedes, der die beiden Basalkörperchen enthält, wurde bereits im Zusammenhang mit diesen Strukturen besprochen.



Abb. 9: Schnitt durch Stäbchenaußen- und Innenglied des Rhesusaffen (Elektronenmikroskopische Aufnahme mit 24 000-facher Vergrößerung). Das Außenglied ist längs, das artefiziell abgeknickte Innenglied ist quer getroffen. (Das Verbindungsstück ist hier nicht im Bild). Beide Zellabschnitte sind von einer 3-schichtigen Plasmamembran eingehüllt. Zwei optisch dichte Streifen schließen einen helleren Streifen ein. Ihre Gesamtdicke beträgt $50 \text{ m}\mu$. Im Außenglied sind je zwei Membranen an der Seite zu einem Donnelmembranscheibchen verschmolzen. In dem mit wenig faserigen und granulären Elementen durchsetzten Zytoplasma des Innengliedes liegt ein quergeschnittenes Basalkörperchen. Die Mitochondrien haben eine durchschnittliche Dicke von $0,5 \mu$. Die innere der beiden Mitochondrienmembranen wirft Falten - cristal mitochondriales - ins Innere vor. Eine Einzelmembran hat eine Dicke von ca. $150 \text{ \AA}$.

Das Innenglied läßt zwei Regionen unterscheiden: skleral das sog. "Ellipsoid, proximal das sog. "Myoid". Das Ellipsoid ist charakterisiert durch die Anhäufung von Mitochondrien, die ausschließlich in diesem Abschnitt der Sinneszelle gelegen sind und zwar meist mit ihrer Längsachse parallel zur Längsachse des Innengliedes. De ROBERTIS (1956) fand bei Querschnitten durch Stäbcheninnenglieder des Kaninchens und der Maus 12 Mitochondrien, und VISSOTEN (1960) schätzt auf Grund seiner Untersuchungen an den Stäbchenzellen des Menschen den Gesamtgehalt an Mitochondrien im Ellipsoid auf ungefähr 20 - 50 pro Stäbchenzelle. Ihre Länge beim Menschen gibt er mit 3μ an, ihre Breite mit 150 - 300 m μ . Im Innenglied des Rhesusaffen fanden wir viele Mitochondrien. Sie hatten einen Durchmesser von 0,4 - 0,7 μ . Ihr Bauprinzip ist bereits bei den Mitochondrien des Pigmentepithels dargestellt worden. Eine Einzelmembran der crista mitochondrialis ist ca. 150 Å dick.

YAMADA (1959) beschrieb beim Frosch eine besondere Struktur, die in der Masse der Mitochondrien des Stäbcheninnengliedes eingebettet ist. Sie zeigt optisch dichte Linien von 45 Å Dicke, getrennt durch einen helleren Zwischenraum von 50 Å Weite. Die Linien laufen parallel zur Längsachse des Körners, dessen Oberfläche von einer optisch dichten 80 Å starken Linie gebildet wird. Durch anliegende Körnchen bekommen die inneren Linien das Aussehen von Perlschnüren. YAMADA fand auch Hinweise, daß die 80 Å starke Oberflächenmembran dieses Körners in die äußere Membran benachbarter Mitochondrien übergeht. Er ist mit NAPOLITANO und FAWCETT (1958), die eine ähnliche Struktur zwischen den Mitochondrien des braunen Fettgewebes fanden, der Meinung, daß der Körner ein Proteinkristall darstellt.

Zwischen den Mitochondrien liegen Bläschen und Membranen, die zum endoplasmatischen Retikulum gehören. Auch finden sich hier zarte Teilchen mit hoher elektronenoptischer Dichte, wie sie von PALADE (1958) schon in

anderen Zellen beschrieben wurden. In günstig getroffenen Schnitten kann man die oben beschriebenen quergestreiften Wurzelfasern zwischen den Mitochondrien erkennen.

Der proximale (glaskörperwärts gelegene) Abschnitt des Innenglieds, das Myoid, hat seinen Namen von lichtmikroskopischen Untersuchungen an niederen Wirbeltieren, nach denen man diesem Zellabschnitt die Fähigkeit der Kontraktilität bei sog. retinomotorischen Vorgängen zuschrieb. Dieser Abschnitt ist frei von Mitochondrien. Das amorphe Grundplasma enthält endoplasmatisches Retikulum, das in Schnitten in Form von Bläschen und kurzen Kanälchen, umgeben von dichten Partikeln, in Erscheinung tritt. Die auffälligste Struktur des Myoids ist ein sehr großer Golgiapparat. In Drüsenzellen liegt der Golgiapparat stets zwischen Zellkern und sezernierender Oberfläche, das heißt supranukleär. Sieht man Stäbchenaußen- und -Innenglied als Schwerpunkt der Zelle an, so ist COHEN (1960) berechtigt, von supranukleärer Lage des Golgiapparates in der Stäbchenzelle zu sprechen. Er wird dargestellt durch ein Labyrinth von Kanälchen und Vakuolen.

Im proximalen Teil des Innengliedes treten fibrilläre Elemente auf, sog. Neuroprotofibrillen, deren Durchmesser DE ROBERTIS (1956) mit 160 - 200 Å angibt. Sie sammeln sich am Übergang des Innengliedes zur Stäbchenfaser und durchziehen letztere in ihrer ganzen Länge. Auch die Zellmembran des Innengliedes ist erwartungsgemäß als Fortsetzung der Zellmembran des Außengliedes dreischichtig. Sie wird durch einen wenige Angström dicken hellen Streifen in zwei osmiophile Schichten aufgeteilt. Ihre Gesamtdicke können wir beim Rhesusaffen mit 50 m μ angeben. Am Abgang der Stäbchenfaser von dem Innenglied ist die Zellmembran zu sog. "terminal bars" verdichtet. Die benachbarte Wand der MÜLLERSchen Zelle zeigt die gleiche Differenzierung. Diese Zellwandverdichtungen sind alle auf gleicher Höhe und imponierten in ihrer Gesamtheit lichtmikroskopisch als "membrana limitans externa".

DIE STÄBCHENFASER

Die Stäbchenfaser hat durch ihre schmale, lang ausgezogene Form und die im Zytoplasma verlaufenden Neuroprotofibrillen große Ähnlichkeit mit einer marklosen Nervenfaser. Sie wird wie die gesamte Stäbchenzelle von einer Doppelmembran umgeben. In einer Anschwellung birgt die Stäbchenfaser den Zellkern der Sinneszelle. In Untersuchungen am Meerschweinchen beschreibt ihn SJÖSTRAND (1958) als cromatinreich, umgeben von einer Kernmembran, die sich aus zwei stark angefärbten und einer dazwischen liegenden weniger angefärbten Schicht aufbaut.

Bei einigen Stäbchenzellen liegt der Zellkern am proximalen Ende der Stäbchenfaser. Meist jedoch läuft nach dem Zellkern die Stäbchenfaser noch weiter nach innen in die sog. innere retikuläre Schicht, um dort mit einer Anschwellung zu enden, die den sog. Synapsenkörper mitaufbaut.

DER SYNAPSENKÖRPER

In ihren Netzhautstudien richteten besonders DE ROBERTIS und FRANCHI (1956), CARASSO (1957), LADMANN (1958), SJÖSTRAND (1958) und COHEN (1960), ihre Aufmerksamkeit auf die synaptische Verbindung der Rezeptorzelle, um diese komplexe Struktur zu erhellen. Diese macht in ihrer Vielzahl das Feld zwischen äußerer und innerer Körnerschicht aus, das sog. "stratum reticulare externum". Die Ergebnisse sind übereinstimmend in Bezug auf das Vorkommen von großen Blasen oder Vakuolen in der keulenartigen Anschwellung der Stäbchenfaser, die im angelsächsischen und französischen Schrifttum "spherule" genannt wird und mit den in sie eingestülpten Elementen zusammen den Synapsenkörper bildet. DE ROBERTIS, FRANCHI und LADMANN halten diese Blasen für die erweiterten Enden der sich von proximal her in das Spherule einstübenden Dendriten der Bipolaren. Nach LADMANN's Untersuchungen an der Ratte sendet der in die Konkavität des Spheruls eindringende

Dendrit erst kleine seitliche Zweige ab, um dann seinen Hauptfortsatz mit großer blasiger Aufgliederung enden zu lassen. SJÖSTRAND machte sich die Mühe und rekonstruierte aus ultradünnen Serienschnitten den dreidimensionalen Aufbau des Synapsenkörpers. Im Gegensatz zu den oben erwähnten Forschern konnte er keine direkte Kontinuität zwischen Dendriten und diesen Vakuolen beobachten. Er unterstreicht vielmehr ihren engen gegenseitigen Kontakt an einer sie trennenden Membran. SJÖSTRAND beschrieb drei Vakuolen, von denen zwei in engem gegenseitigen Kontakt stehen und eine davon eine dritte Vakuole nach distal abzweigt. In kleinen Synapsenkörnern beobachtete er nur eine Triade von Vakuolen, in größeren Synapsenkörnern mehrere Triaden.

Übereinstimmend fanden LADMANN, COHEN und SJÖSTRAND ein stark osmiophiles Gebilde, das bandförmig oder halbmondförmig in der Furche an der gegenseitigen Kontaktstelle der auf gleicher Höhe im Synapsenkörper liegenden Blasen entlangzieht. LADMANN spricht hier von "Synapsenlamelle", Sjöstrand von "Synapsenband".

In der Furche zwischen den beiden Vakuolen, über die das Synapsenband zieht, findet sich eine elektronenmikroskopisch sehr dichte Struktur, die sog. "arciform density" des angelsächsischen Schrifttums.

Zahlreiche winzige Körnchen oder Bläschen, sog. "synaptic vesicles", sind über das Zytoplasma des Synapsenkörpers verteilt. (SJÖSTRAND, 1958).

Nach ihren Untersuchungen am Kaninchen beschrieben DE ROBERTIS und FRANCHI (1956) eine besondere Synapsenform, die sie nach der Klassifikation von RAMON Y CAJAL als somatodendritischen Typ charakterisieren. Bei ihm dringen die postsynaptischen Dendriten direkt in den Zellkörper der Stäbchenzelle ein. Dieser Zelltyp enthält in seinem proximalen Ende den Zellkern, während die häufigere Zellform proximal mit dem sog. Spherule endet.

In neueren Untersuchungen nach dreidimensionalen Rekonstruktionen unterscheidet SJÖSTRAND (1961) beim Meer-schweinchen einen α - und β -Typ des Synapsenkörpers. Der Innenaufbau beider Formen ist im Prinzip der gleiche. Nur enthalten die großen, konischen β -Typen im Gegensatz zu den kleineren, ovoiden α -Typen mehrere Triaden von Synapsen-Vakuolen.

SJÖSTRAND beobachtet weiterhin, daß Fortsätze benachbarter Synapsenkörper den Dendriten der Bipolaren folgen und mit der Oberfläche eines zentralen Synapsenkörpers nahe der Stelle Kontakt aufnehmen, wo sich die Dendriten in den Synapsenkörper einstülpen.

DIE ZAPFENZELLE

Lichtmikroskopisch erscheinen die Zapfen dicker als die Stäbchen. Ihre Außenglieder sind beim Menschen $1 - 3\mu$, ihre Innenglieder $6 - 8\mu$ dick (EICHNER, 1958). Die Stäbchenaußenglieder messen $0,7 - 1\mu$, die Stäbcheninnenglieder $1 - 2\mu$. Die Außenglieder sind bei beiden Rezeptorformen ungefähr 25μ lang, die Innenglieder ca. 23μ lang. Im Gegensatz zur Stäbchenzelle liegt der kernhaltige verdickte Zellbezirk bei der Zapfenzelle stets unter, das heißt an der Innenseite der Membrana limitans externa.

Der Nucleus ist etwas größer als der der Stäbchenzelle und zeigt ein lockeres Chromatingerüst.

Auch die Zapfenfaser ist etwas dicker und endet mit einer stempelförmigen Anschwellung.

Elektronenmikroskopisch jedoch zeigen die Zapfenzellen das gleiche Bauprinzip wie die Stäbchenzellen.

Das Zapfenaußenglied besteht aus einer Säule von Doppelmembranscheibchen, die jedoch als Einfältelungen der Plasmamembran von einer Seite her den gesamten Querdurchmesser durchziehen. Jede Einfältelung ist jeweils mit der

Abb. 10:

Das Schema zeigt, daß die Doppelmembranscheibchen einer Zapfenzelle durch seitliche Einstülpungen der Plasmamembran gebildet werden. Weitere Strukturen sind der Übersicht halber weggelassen.



ihr benachbarten kontinuierlich verbunden. Im Gegensatz dazu sind die Doppelmembranscheibchen der Stäbchenaußenglieder isoliert - auf Schnitten sind die beiden Membranen an beiden Enden miteinander verschmolzen - und weisen seitliche Einschnitte auf.

SJÖSTRAND (1953, 1958) gibt ihre Gesamtdicke beim Barsch mit 100 - 170 Å an, wobei er für die Größendifferenz technische Schwierigkeiten verantwortlich macht.

Die Kröte hat nach SJÖSTRAND und EL'EVIN (1956) neben Einzelzapfen auch Doppelzapfen, bei denen die Doppelmembranscheibchen des weiter außen gelegenen insgesamt 230 Å dick sind, getrennt durch einen 490 Å weiten Zwischenraum, die des glaskörperwärts gelegenen dagegen nur 130 Å Gesamtdicke zeigen, 220 Å vom Nachbarscheibchen entfernt.

LASANSKY und De ROBERTIS (1958) untersuchten die Netzhaut des Kaninchens und stellten bei den Zapfenzellen auch wieder prinzipiell den gleichen Plan submikroskopischer Organisation fest wie bei den Stäbchenzellen. Die Doppelmembranscheibchen im Zapfenaußenglied sind beim Kaninchen dünner als im Stäbchenaußenglied und messen ca. 90 Å. Optisch dichte Schichten von 30 Å Dicke haben eine optisch dünne Schicht gleichen Ausmaßes zwischen sich. Der Abstand zu den benachbarten Doppelmembranscheibchen beträgt ungefähr 90 Å.

Aufgrund refraktometrischer und interferenzmikroskopischer Untersuchungen an mehreren Wirbeltierspezies fand SIDMAN (1957), daß die Konzentration fester Substanzen im Stäbchenaußenglied bei allen darauf untersuchten Wirbeltieren 40 - 43 % beträgt im Zapfenaußenglied nur 30 %. Die oben beschriebene geringere Dicke der Zapfendoppelmembranscheibchen könnte diese Differenz erklären.

MISSOTTEN und VAN ITTERBEEK (1959) fanden an der Netzhaut des Menschen den gleichen Membranaufbau der Zapfenaußenglieder wie bei den Stäbchenaußengliedern: zwei

optisch dichte Schichten werden jeweils durch eine optisch dünnere Schicht voneinander getrennt. Genauere Schichtenmessungen liegen von den Zapfenaußengliedern des Menschen nicht vor. Sie fallen sehr schnell autolytischen Veränderungen anheim, zumal ihr Gewinn von meist tumorbefallenen Augen technisch schwieriger und zeitraubender ist als im Tierexperiment.

Im skleralen Ende des Innengliedes liegen zwei Basalkörper. Aus dem einen entspringt ein Kranz von 9 Fibrillen, der durch ein Verbindungsstück gleichen Aufbaus wie im Stäbchen zum Außenglied zieht.

Aus dem gleichen Aufbau des Zapfens zog DE ROBERTIS (1956) den Schluß, daß sich ein der Stäbchenzelle ähnlicher Ablauf in der Morphogenese vollziehen müßte, auf den später unter anderen Gesichtspunkten noch eingegangen wird. Diese Vermutung konnte UENO (1961) in seinen elektronenoptischen Untersuchungen an Hühnchenembryonen bestätigen. UENO will bis jetzt als einziger Forscher auch ein zentrales Fibrillenpaar im neueren Fibrillenkranz beobachtet haben.

Das Innenglied der Zapfen unterscheidet sich von dem der Stäbchen durch seine größere Dicke. Es enthält mehr Mitochondrien, die zierlicher gebaut sind. MISSOTTEN und VAN ITTERBEEK (1959) schätzen die Zahl der Mitochondrien im Zapfeninnenglied des Menschen auf 600 im Gegensatz zu 30 im Stäbcheninnenglied.

Sie geben weiterhin dazu an, daß die dickere Zapfenfaser beim Menschen ca. 1000 Neuroprototofibrillen im Querschnitt zeigt, im Gegensatz zu etwa 100 in der Stäbchenfaser.

Auch die Synapsenkörper zeigen das gleiche Bauprinzip, wie es bei den Stäbchenzellen gefunden wird. Sie sind bei den Zapfen größer und dem von SJÖSTRAND beschriebenen β -Typ vergleichbar. MISSOTTEN und VAN ITTERBEEK sahen

beim Menschen mehrere Dendriten an die Endanschwellung der Zapfenfaser herantreten, deren Plasmamembran wie die Finger einer Hand eingestülpt ist und zwar bei den Zapfenzellen im stärkeren Maße als bei den Stäbchenzellen.

DAS GANGLION RETINAE

Die Rezeptorzellen treten, wie bereits geschildert, in der äußeren retikulären Schicht mit den Dendriten des Ganglion retinae in synaptische Verbindung. Da diese Dendriten regelrecht in die Endverdickungen der Sinneszellen eingestülpt sind, spricht man auch von intrazellulärer oder invaginiert Synapse.

Diese Dendritenästchen vereinigen sich zu einem dicken Fortsatz, der zu dem kerntragenden Zellkörper in der inneren Körnerschicht zieht. Der zentripetale Fortsatz zweigt sich ebenfalls in ein Endbäumchen auf, um in der inneren retikulären Schicht mit den Dendriten des III. Neurons, dem Ganglion fasciculi optici, in Verbindung zu treten. Nach der CAJALSchen Klassifikation stellt das Ganglion retinae eine bipolare Nervenzelle dar. Sie hat einen Kern von 4 - 5 μ Durchmesser, der von einem schmalen Zytoplasmahof von 0,2 - 1 μ umgeben wird (ETCHNER, 1958).

Elektronenoptisch beobachtete VILLEGAS (1960) in dem Zytoplasmahof Mitochondrien und ein endoplasmatisches Retikulum.

DAS GANGLION FASCICULI OPTICI

Die Ganglienzellschicht besteht im Gegensatz zu der vielschichtigen äußeren und inneren Körnerschicht aus einer einschichtigen Kernlage. Sie enthält verschieden große multipolare Nervenzellen von 10 - 30 μ Durchmesser. In Form und Struktur der Nervenzelle tritt das Neuron in seiner typischen Form in Erscheinung. Der Zellkern ist bläschenförmig, locker gebaut und enthält einen großen Nucleolus.

Das Ergastoplasma tritt in Form der von PALAY und PALADE (1955) elektronenmikroskopisch beschriebenen NISSL-Substanz in Erscheinung, die typischerweise den Abgang des Neuriten freiläßt. Sie stellt ein durch Grundplasma ausgefülltes Raumgitter dar. Auch der GOLGI-Apparat und Neuroproteofibrillen sind wohl ausgebildet. Kurze Dendriten breiten sich in der inneren retikulären Schicht horizontal zu Endbäumchen aus und gehen mit den Neuriten der Bipolaren synaptische Verbindung ein. Der Neurit biegt in die NERVENFASERSCHICHT ein (9. Netzhautschicht). Hier konvergieren die marklosen Axone - größtenteils als Bündel in gegenseitiger Kontiguität, manchmal von Glia-zellfortsätzen umsäumt - zur Papilla nervi optici hin.

DIE sog. ASSOZIATIONSZELLEN DER NETZHAUT

Diese Ganglienzelltypen werden durch die Amakrinen und Horizontalzellen verkörnert.

Nach BARGMANN (1962) versteht man unter amakrinen Zellen eine ganze Gruppe verschieden gestalteter Nervenzellen, die in der Innenzone der inneren Körnerschicht liegen und mit meist kurzen Ausläufern in die innere retikuläre Schicht reichen. Hier sollen sie mit Verästelungen der Bipolaren und der Opticusganglienzellen in Beziehung treten.

Elektronenontisch konnte jedoch bislang nichts über sie berichtet werden.

Die Horizontalzellen haben ihren Zelleib in der äußersten Reihe der inneren Körnerschicht. Er ist durch seine Größe vom Zellkörper der Bipolaren unterscheidbar. Die Horizontalzellen zeichnen sich dadurch aus, daß sich ihre Dendriten in der äußeren retikulären Schicht verzweigen und ihr in der gleichen Zone horizontal verlaufender Neurit Beziehungen zu benachbarten Zellelementen aufnimmt. KOLMER (1936) beobachtete im Zytoplasma

der Horizontalzellen bestimmte Einschlüsse, die er als Kristalloide bezeichnete.

In seinen elektronenmikroskopischen Untersuchungen an den Horizontalzellen der menschlichen Netzhaut beschrieb MISSOTTEN (1961) diese Organellen als röhrenförmige Strukturen mit einem mittleren Durchmesser von $0,3\mu$ und einer Länge von oft über 5μ . Sie sind an den Enden offen und haben eine Wand, die zusammengesetzt ist aus mehreren Schichten in deren freiem Zwischenraum optisch dichte Körnchen von ca. $150 \text{ \AA}$ ausgestreut sind. Im Querschnitt zeigen jene Organellen entweder konzentrische Röhren oder, wie in der Mehrzahl, eine zur Spirale eingerollte Einzelmembran. Nach MISSOTTEN stellen diese Strukturen eine Analogie zu denen des Ergastoplasmas dar.

DIE GLIA DER NETZHAUT

Obwohl die Sinneszellschicht und das eng mit ihr in Verbindung stehende Pigmentepithel im Brennpunkt unsres Interesses stehen, sei, um nur eine annähernd vollständige Beschreibung der Netzhaut zu geben, noch einiges Grundlegende über die Glia der Retina mitgeteilt. In elektronenoptischen Untersuchungen sind Gliazellen meist nur Nebenfunde. Sie sind nicht wie die drei Neurone in klar umrissenen Schichten angeordnet, sondern finden sich als Füll- und Stützgewebe - womit ihre Funktion aber keinesfalls erschöpft sein dürfte - in den gefäßführenden Schichten. Die Gliazellen sind mit Ausnahme der Mikroglia neuroektodermalen Ursprungs. Ihre Mutterzellen sind die Glioblasten, die wie die Neuroblasten, die Vorläufer der Neurone, ihre Differenzierung in der primitiven Augenblase durchmachen. Die Darstellung der Gliazellen zur lichtmikroskopischen Untersuchung geschieht mit einer von SCHAUENBERG und ZEMAN (1952) angegebenen Modifikation der HORTEGASchen (1932) Silbernitrattechnik. WOLTER hat sich in der Erforschung der Glia der menschlichen Netzhaut am meisten verdient gemacht.

Die MÜLLERSchen Zellen

Während Zellstrukturen gleicher Form und Funktion prinzipiell in oberflächenparalleler Richtung angeordnet sind, was ein Minimum an Interferenz bei der Lichtpassage zu den äußeren Retinaschichten bewirkt (DAVSON, 1962), ist die Anordnung der MÜLLERSchen Zellen mit ihren langen Fasern eine radiäre. Sie sind von der inneren zur äußeren Grenzmembran gerichtet. Dadurch bilden sie ein Skelett, das die Neurone, die anderen Gliazellen und die Gefäße der Netzhaut trägt.

MARCHESANI (1926) hielt die MÜLLERSchen Zellen für eine besondere Form der Astroglia. Während jedoch die Astrozyten durch ihre Fortsätze mit den Blutgefäßen in Verbindung stehen, ermangeln die MÜLLERSchen Zellen dieser Beziehung. WALD und DE ROBERTIS (1961) wiesen elektronenoptisch nach, daß in Retinaschnitten, die in isotonischer Ringerlösung inkubiert waren, die MÜLLERSchen Zellen im Gegensatz zu den Astrozyten keinen Schwellungsvorgängen anheimfallen, was die Verfasser auf eine unterschiedliche zelluläre Konstitution zurückführen.

Wie bereits erwähnt, ist die Plasmamembran der MÜLLERSchen Zellen auf der Höhe, die lichtmikroskopisch als Membrana limitans externa erscheint, zu den sog. "terminal bars" verdichtet. Die benachbarten Rezeptorzellen zeigen elektronenoptisch die gleiche Zellwandendifferenzierung.

SJÖSTRAND und HANZON (1954) sowie ZETTERQUIST (1956) beschrieben analoge Strukturen bei Drüsenzellen.

Von Höhe der terminal bars entsenden die MÜLLERSchen Zellen zottenartige Zytoplasmafortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen. Diese einem Bürstensaum vergleichbaren Strukturen beschrieben die klassischen Histologen als Faserkorb.

Glaskörperwärts füllen die MÜLLERSchen Zellen den Raum zwischen den Stäbchen- und Zapfenzellen aus. Sie werden

von den letzteren lediglich durch einen ungefähr 100 Å weiten weniger osmiophilen Zwischenraum getrennt. (SJÖSTRAND, 1961). Somit zeigen sie zu den Rezentorfasern die gleiche Beziehung wie die SCHWANNschen Zellen zu den marklosen Nervenfasern. Das Zytoplasma der MÜLLERSchen Zellen enthält einige Mitochondrien, die dicht an der skleralen Oberfläche der Zelle unter der äußeren Grenzmembran gelegen sind. Auch enthält die Grundsubstanz neben Bläschen noch kleine, stark anfärbbare Partikel, die SJÖSTRAND (1958) als sicheres Kriterium in der Abgrenzung gegenüber anderen Zellen wertet.

Die Anhäufung von Mitochondrien und Bläschen an der Basis der Zotten sieht YAMADA (1960) nach seinen Untersuchungen an der Netzhaut der Schildkröte als Zeichen regen Stoffaustausches zwischen den Sehzellen und den MÜLLERSchen Zellen an.

Die Zellkerne der MÜLLERSchen Zellen liegen innerhalb der inneren Körnerschicht. Sie haben eiförmige Gestalt.

In horizontaler Richtung geben die MÜLLERSchen Zellen blattähnliche Zytoplasma fortsätze ab.

Die inneren Enden der MÜLLERSchen Zellen divergieren zu büstenartigen Gebilden, die sich fest in der Membrana limitans interna verankern.

Die Membrana limitans interna (10. Netzhautschicht) wird als Produkt der MÜLLERSchen Zellen angesehen. Sie stellt eine homogene, PAS-positive Basalmembran dar, die in geringer Ausdehnung in die Spalten zwischen die darunterliegenden Gliazellen eindringt.

Beim Menschen erscheint sie elektronenmikroskopisch ca. $0,5\mu$ dick (FINE, 1961). Der Glaskörper liegt ihr dicht auf und folgt sogar ihren Einstülpungen, woraus bis zu einem gewissen Grad seine Verankerung an der Netzhaut resultiert.

WOLTER (1956, 1959) fand zunehmend bei älteren Menschen und Patienten mit Netzhauterkrankungen zwischen Glaskörper und innerer Grenzmembran flache Zellen netzartig ausbreitet.

Er nimmt an, daß diese Zellen, die in gesunden Augen nicht gefunden werden, eine besondere Astrogliaform darstellen, die von der Optikusscheibe her auf die innere Netzhautoberfläche vorwächst.

Astroglia

Die Astrogliazellen haben einen kleinen Zellkern und sternförmige Zytoplasmafortsätze. Sie bilden das trennende System zwischen den Neuronen einerseits und zwischen den Blutgefäßen und ihrem Bindegewebe andererseits.

Astroglia findet sich in der Netzhaut nur in den Zellschichten, die auch Blutgefäße enthalten. Die Neuroepithelschicht ist frei von Astroglia (WOLTER, 1961).

Funktionell erschöpfen sich die Astrozyten nicht als Stützzellen, sondern scheinen eine Auslesefunktion gelöster Stoffe von den Kapillaren zu den Neuronen auszuüben.

Eine Abart der Astrozyten kommt in der Nervenfaserschicht vor. Diese schon von REMAK als "Lemnozyten" beschriebenen Zellen konnte WOLTER (1955) in seinen Untersuchungen bestätigen. Sie sind bipolar und haben einen langgezogenen Zellkern. Sie sind den marklosen Nervenfasern angelagert.

Perivaskuläre Glia

Auch diese Zellen haben sternförmige Gestalt, sind aber nur um die Blutgefäße angeordnet. Sie unterscheiden sich auch färberisch von den Astrozyten (WOLTER, 1957).

LISS (1956, 1958) fand die gleiche perivaskuläre Glia um die Kapillaren des Bulbus olfactorius und der Neurohypophyse.

Die Zellen haben einen ziemlich kleinen, meist ovalen Kern. Sie liegen an den Stellen den Kapillaren an, wo deren Trennung von den Neuronen nicht durch Astrozyten gewährleistet wird. WOLTER (1955) fand, daß bei degenerativen Veränderungen der Astrozyten die perivaskuläre Glia kompensatorisch hypertrophiert.

Mikroglia

Die Mikroglia allein ist mesodermalen Ursprungs. Sie sind kleine Zellen mit einem runden Kern und einigen kurzen, sich verzweigenden Fortsätzen. Sie stellen die Histiozyten der Netzhaut dar, ausgestattet mit der Fähigkeit der Phagozytose, wie es bei destruktiven Prozessen der Retina zutage tritt (WOLTER, 1960).

BLUTVERSORGUNG UND GEFÄSSAUFBAU DER NETZHAUT

Die Netzhaut besitzt 2 Gefäßquellen.

Die Neuroepithelschicht - die Schicht der Stäbchen und Zapfen sowie die äußere Körnerschicht - wird von den Kapillaren der Chorioiden versorgt. Sie selbst ist gefäßlos und wird wie das Pigmentepithel durch Diffusion ernährt.

Der histologische Aufbau der Gefäßhautkapillaren wurde bereits beim Pigmentepithel abgehandelt.

MICHAELSON (1954) gibt an, daß die Choriocapillaris in einer Distanz von $130/\mu$ zur Retina hin die Ernährung gewährleistet, worauf die besonderen strukturellen Merkmale dieses Bezirkes hinweisen.

Die übrigen Netzhautschichten - äußere retikuläre Schicht bis Nervenfaserschicht einschließlich - gehören zu dem Versorgungsgebiet der vasa centralia retinae. Nach ADLER (1959) bildet die Zentralarterie ein inneres Kapillarnetz in der Nervenfaserschicht und ein tiefes (äußeres) zwischen innerer Körnerschicht und äußerer retikulärer Schicht.

Aus der Gefäßversorgung der Netzhaut von 2 Seiten her folgt, daß bei Zentralarterienembolie die Stäbchen- und Zapfenzellen sowie das Pigmentepithel erhalten bleiben.

Feinbau der Vasa centralia

Da die Retina eine Ausstülpung des Gehirns darstellt, erwartete man den gleichen Gefäßaufbau wie im Gehirn. EVANS (1947), KRÜCKMANN (1957) und WOLTER (1957), untersuchten die Netzhautgefäße lichtmikroskopisch und fanden, daß sie von Glia umgeben sind wie die Gehirngefäße. Erst das Elektronenmikroskop deckte die feineren Unterschiede auf. Hierbei haben sich besonders MAEDA (1959) sowie MISSOTTEN und VAN ITTEPBEEK (1959) verdient gemacht. Sie fanden, daß sich die Kapillarwand aus Endothelzellen und einer nach außen folgenden Basalmembran aufbaut. Letztere umschließt die sog. Perizyten. Die Endothelzellen liegen in einfacher Schicht. Sie haben einen Zellkörper von wechselnder Dicke: $0,1 - 3\mu$ (MAEDA).

Zum Gefäßlumen hin zeigen sie einige Mikrovilli; mit der Nachbarzelle sind sie durch sog. terminal bars (=Plasmamembranverdichtungen) eng verbunden - im Gegensatz zu den Endothelzellen der Chriocapillaris, die zwischen sich Poren und Unterbrechungen aufwiesen. Der Basalmembran sitzen sie ohne Zwischenraum fest auf und enthalten in ihrem Zytoplasma eine große Zahl runder Bläschen, die PALADE (1958) zum erstenmal als "pynocytic vesicles" beschrieb. Angelehnt an die Zellmembran ahmen sie die Form einer Alveole nach.

Die Basalmembran ist an ihrer Außenseite mit den Gliazellen in engem Kontakt. Ihre Dicke wechselt von $500 \text{ \AA}$ - 1μ , da sie die sog. Perizyten von ROUGET (1873) einschließt. Sie stellt eine homogene Schicht dar, die am Rande optisch etwas dichter erscheint, als begrenzten sie Lamellen (MAEDA, 1959).

Nach Untersuchungen von MISSOTTEN und VAN ITTERBEEK (1959) sind die Perizyten nicht in einer dicken Basalmembran eingeschlossen, sondern werden von 2 Basalmembranen mit lamellärer Struktur eingeschleitet. Die Existenz der von ROUGET 1873 zuerst beschriebenen Perizyten, die zwischendurch angezweifelt wurde, konnten MISSOTTEN und VAN ITTERBEEK, sowie MAEDA an der menschlichen Netzhaut elektronenoptisch bestätigen. Sie sind meist sternförmig verzweigt und umgeben als Schicht die Kapillare. Ihr Zytoplasma ist homogen und gibt ihnen große Ähnlichkeit mit einer glatten Muskelzelle. Auch haben die Perizyten mit den glatten Muskelzellen die gleiche Lage - nämlich i n der Basalmembran - gemeinsam, woraus MAYNARD, SCHULTZ und PEASE (1957) die Identität beider Zellen ableiten.

Trotz der Ähnlichkeiten unterscheidet sich jedoch die Netzhautkapillare von der Kapillare des Gehirns durch die dickere Basalmembran und den Reichtum an Perizyten.

Arteriolen und Venolen zeigen sowohl in ihrem Feinbau als auch in ihrem Verhältnis zu der sie umgebenden Glia keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber den Gehirngefäßen.

E ÖRTERUNG

Die Blutversorgung des Neuroepithels wird von der Choriocapillaris her garantiert. Die äußerst dünnen und zytoplasmaarmen Kapillarendothelzellen der Choriocapillaris, die obendrein noch Poren aufweisen, deuten auf eine gute Durchlässigkeit hin. Ähnlichen Aufbau zeigen Endothelzellen von Lunge, Schilddrüse und Nierenglomerulus, wie YAMADA (1955) zeigte, die für einen hohen Stoffaustausch bekannt sind. Dieser ist jedoch keineswegs unregelmäßig und unkontrolliert. WISLOCKI und LADMAN (1955) konnten nämlich nach intravitaler Applikation einer Silbersalzlösung einen Niederschlag von Silberkörnchen in der BRUCHschen Membran beobachten. Auch OKUDA (1962) fand eine Ablagerung optisch dichter Partikelchen in der BRUCHschen Membran bei einem glaukomatösen menschlichen Auge. Das spricht für die Theorie von NOELL (1953, 1955) der die BRUCHsche Membran als "Blutnetzhauteschranke" ansieht.

Die Zellmembran der Pigmentepithelzelle zeigt an ihrer basalen, der BRUCHschen Membran zugewandten Seite als besondere Differenzierung die sog. "basal infoldings", die hier die Zelloberfläche beträchtlich vergrößern. Diese Einfaltungen wurden auch an den Epithelzellen der glandula submandibularis (FERNER und GANSLER, 1961), des plexus chorioideus und des Ciliarkörpers (PAPPAS und SNELSER, 1961) beobachtet, die als Zellen mit hoher Sekretionsfunktion bekannt sind. Auch wies PEASE (1956) schon darauf hin, daß diese Zellen die Fähigkeit des aktiven Wassertransportes haben. Die basalen Einfaltungen haben auch Verbindung mit dem endoplasmatischen Retikulum, in dessen Membransystem sie stellenweise kontinuierlich übergehen. Obwohl das endoplasmatische Retikulum in seiner Bedeutung noch ziemlich rätselhaft ist, so schreibt man ihm heute doch u.a. die Funktion des Stofftransportes zu.

KUNIMITSU (1961) will an Schnitten der Froschnetzhaut bei Helladaptation eine Formänderung des endoplasmatischen Retikulums zugunsten der Bläschen, bei Dunkeladaptation zugunsten der Kanälchen gefunden haben. AKIYA (1962) jedoch fand bei seinen elektronenoptischen Untersuchungen an der Maus keine Strukturunterschiede nach Hell- und Dunkeladaptation.

Weiterhin fällt auf, daß die Zotten engen Kontakt zu dem Rezentoraußenglied besitzen. Allerdings konnte nur YOSHIDA (1959) in seinen Untersuchungen zeigen, daß die den Außengliedern anliegende Zellmembran der Zytoplasmafortsätze porös ist.

Die geschilderten morphologischen Besonderheiten dürften Hinweise dafür sein, daß die Pigmentepithelzelle nach Art einer Drüsenzelle den Photorezeptoren Stoffe zukommen läßt bzw. aktiv zuführt, die diese zur Erfüllung ihrer Funktion benötigen. Schon KÜHNE (1880) beobachtete, daß ein lebendes Pigmentepithel notwendig ist für die Regeneration der Sehstoffe in einer gebleichten Netzhaut. Es ist bekannt, daß die Sehstoffe nur dann im Neuroepithel entstehen, wenn dieses mit dem Pigmentepithel in Verbindung steht. STUDNITZ (1940) wies darauf hin, daß Vitamin-A und Lipide im Pigmentepithel stark konzentriert sind. Der Aldehyd des Vitamin A, das Retinin, ist die Farbstoffkomponente des Chromoproteids Rhodopsin. Beim Fehlen des Vitamin A kommt es ja bekanntlich zur Nachtblindheit, weil der Sehpurpur nicht mehr vollständig regeneriert werden kann.

Die charakteristischste Struktur des Pigmentepithels sind jedoch die Pigmentkörnchen. In Untersuchungen dünner Schnittpräparate konnten

DALTON und FELIX, 1953, FALK und RHODIN, 1956, LION, MAERTENS und VANDERMEERSCHÉ, 1956, PORTER, 1957, YAMADA, TAKUYASU und IWAKI, 1958, EAKIN und WESTFALL, 1959 keine innere Struktur der Pigmentkörnchen nachweisen. Sie arbeiteten jedoch mit Präparaten, hergestellt aus Pigmentepithel mit reifen Körnchen.

OKUDA (1962) fand beim Frosch, daß einige Stäbchen- und spindelförmige Pigmentkörnchen aus vielen Lamellen mit einer Dicke von $10\text{ m}\mu$ bestehen, die parallel zur Längsachse des Körnchens verlaufen und von einer ungefähr $50\text{ \AA}$ dicken Membran umgeben sind. In Querschnitten erscheinen viele Membranen in konzentrischen Schichten, vergleichbar dem Aufbau einer Zigarre. Haben nun einige Pigmentkörnchen eine besondere Innenarchitektur, sind andere wieder homogen, oder handelt es sich bei den verschiedenen Untersuchungsergebnissen um verschiedene Entwicklungsstadien der Pigmentkörnchen?

Diese Frage war nur durch elektronenoptische Studien am sich entwickelnden Pigmentepithel zu lösen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von YOKOYAMA (1961) am Hühnchenembryo machen es wahrscheinlich, daß in bestimmten Vakuolen Pigmentsubstanz in Form regelmäßig ausgerichteter Lamellen angehäuft wird. Diese Vakuolen werden Propigmentkörner genannt und erscheinen zuerst in der basalen Zellzone. Sie sind von einer dünnen Membran umgeben. In der weiteren Zellreifung nehmen die Lamellen an Zahl zu, bis sie das Propigmentkörnchen dicht ausfüllen, das dadurch optisch immer dichter wird und schließlich postembryonal (als reifes Pigmentkorn) keine lamelläre Struktur mehr erkennen läßt.

Unabhängig voneinander erzielte MOYER (1961) die gleichen Ergebnisse über die Entwicklung der Pigmentgranula im Pigmentepithel der Maus. Er schilderte, daß ein Pigmentkörnchen in seiner Ausreifung 4 Stadien durchläuft.

Stadium 1 stellt ein von einer Doppelmembran umgebenes Ellipsoid dar, das kleine Bläschen und Faserelemente enthält. Je nach der Schnittrichtung sah MOYER die Doppelmembran in die Strukturen des endoplasmatischen Retikulums übergehen.

Im 2. Stadium füllt sich das Ellipsoid mit längs gerichteten, sich verzweigenden Fasern von ungefähr 50 Å Dicke.

Beim Übergang zum 3. Stadium nimmt der Durchmesser der Fasern um ein Vielfaches zu, und sie werden optisch dichter. MOYER führt das auf die Anlagerung von Melanin an die Fasern des 2. Stadiums zurück.

Im Stadium 4 ist die Fasermatrix vollständig verdunkelt und zeigt das in der Literatur beschriebene homogene, optisch dichte Bild des Pigmentgranulum.

MOYER vermutet, daß die Pigmentkörnchen des Stadium 1 Bläschenstrukturen des endoplasmatischen Retikulums, sog. "intracisternal dilations", als Vorläufer haben.

Melanin baut sich aus Indol-5,6-Chinon auf, das über Zwischenprodukte durch Oxidation von Tyrosin gebildet wird. Das entscheidende Ferment hierbei ist die Tyrosinase (LERNER, 1953, MASON, 1955).

Isolierte Körnchen des Pigmentepithels des Hühnchenembryos weisen eine Tyrosinase-Aktivität auf, wie FITZPATRICK und KUKITA (1959), sowie FITZPATRICK et al. (1958) zeigen konnten. MOYER vermutet, daß in diesen sog. intracisternal dilations ein Protein mit Tyrosinase-Aktivität synthetisiert wird, das die Anlagerung des unlöslichen Melanins bewirkt.

Verglichen mit den ähnlichen Strukturen der Zymogengrannula der exokrinen Zellen des Pankreas, wie sie von PALADE (1956) beschrieben wurden, wären dann die Pigmentepithelzellen "frustrated secretory cells" (MOYER).

Die schon aufgezeigten histologischen Parallelen mit sekretorischen Zellen weisen ganz in diese Richtung.

Schon WEISSENFELS hatte bei seinen Untersuchungen an Melanophorenkulturen im Jahre 1956 gefunden, daß die Pigmentkörnchen in sog. "Pigmentbildungszentren" gebildet werden, die peripher in der Zelle liegen und

als Extrastrukturen neben dem GOLGI-apparat auftreten. Die Theorien, wonach das Pigment aus dem Kern oder den Mitochondrien entstehen soll, hielt er schon nach seinen elektronenmikroskopischen Untersuchungen für widerlegt. IKUI, KIMURA und IWAKI (1957) fanden ähnliche Strukturen in den Endotheloidzellen der menschlichen Chorioidea.

Die Bildung der Pigmentkörnchen steht unter genetischer Kontrolle, wie GRÜNEBERG (1947) bei der Maus zeigt.

Auch aus den Arbeiten von RUSSEL (1946, 1948, 1949) geht hervor, daß Anzahl und Verteilung der Granula sowie ihre Größe und Form genetisch bestimmt werden.

Untersuchungen von KACZUROWSKI (1962) am menschlichen Pigmentepithel zeigten, daß sich mit zunehmendem Alter kleine Pigmentkörnchen zu größeren Konglomeraten mit teilweise "Maulbeerkonfiguration" verdichten.

TANIGUCHI (1960) sprengte einzelne Pigmentgranula auf, so daß aus ihrer Membranhülle "Mikrogranula" austraten, die interessanterweise die gleiche Gestalt wie das "Elternkorn" haben. Sie messen ungefähr $0,2 \mu$.

Das Pigment spielt als Mittel der Lichtsonderung eine große Rolle. Da es optisch dicht, d.h. lichtundurchlässig ist, läßt es Strahlen nur seitlich passieren und so das Licht nur aus bestimmter Richtung zu den Sehzellen gelangen. BARGMANN (1962) schreibt, daß bei niederen Wirbeltieren nach Belichtung die Pigmentkörnchen in die Zytonlasmafortsätze zwischen die Rezentoraußenlieder strömen, bei Verdunklung dagegen wieder in die Kernregion zurückwandern. Der Sinn dieser sog. retinomotorischen Erscheinungen soll darin liegen, durch die Pigmentumhüllung die Lichtreizung auf die Rezentoren zu konzentrieren und die Miterregung benachbarter Sehzellen

zu verhindern. Hierdurch soll ein "feinkörniges " Bild entstehen, also eine hohe Sehschärfe erzielt werden. Bei Dämmerung soll der Rückzug der Pigmentkörnchen der Ausnutzung des Lichtes auf Kosten der Sehschärfe dienen.

So bewegte die Frage der aktiven oder passiven Beweglichkeit der Pigmentkörnchen schon lange die Forscher. SEBRUYN (1951) fand elektronenoptisch an den Pigmentkörnchen des Pigmentepithels des Ochsenauges faserartige Fortsätze von einem Ende der spindelförmigen Pigmentgranula ausgehen. Er schrieb diesen Faserfortsätzen Kontraktionsfähigkeit zu, die eine Pigmentwanderung bewirken soll. KINUGASU (1953), BINDER und ORTH (1953) und RABAEY et. al (1953) konnten diese interessanten Befunde jedoch nicht bestätigen. TAKEUCHI (1957) griff dieses Problem nochmals auf und fand am Pigmentepithel des Menschen einen Faserfortsatz von einigen Pigmentkörnchen ausgehen. Der Fortsatz ist 50 - 100 μ dick und stellt eine aus 2 Fäden aufgebaute Doppelspirale dar. - TANIGUCHI (1959, 1960) untersuchte die Pigmentepithelgranula von Fisch, Frosch, Maus, Hund, Rind und Affe. Auch er sah von den zigarreförmigen Pigmentgranula - jedoch nicht von den runden und eiförmigen - einen Fadenfortsatz ausgehen, der ebenfalls eine aus 2 Fäden zusammengesetzte Doppelhelix darstellt. Er erreicht in einigen Fällen die zehnfache Länge des Pigmentkorns. Bei vielen zigarrenförmigen Granula gehen sogar an beiden Enden jeweils in der Richtung ihrer Längsachse 2 Fadenfortsätze ab.

TANIGUCHI schließt sich SEBRUYN'S Auffassung an und schreibt den Fadenfortsätzen die Fähigkeit zur Kontraktion und Entspannung zu. Er stützt sich auf die Untersuchungen von UYAMA (1951), der bei Zytoplasmafortsätzen der Pigmentepithelzelle Verschmelzungen mit den Rezentoraußengliedern und der Membrana limitans externa beschrieb, und ist der Meinung, daß die Pigment-

Körnchen mit einem Fortsatz an der Membrana limitans externa, mit dem anderen an der basalen Zellmembran befestigt sind. Weiterhin hält TANIGUCHI es für möglich, daß eine durch Belichtung in den Stäbchenaußengliedern aktivierte photosensitive Aminosäure, worüber HANAWA (1957) forschte, das chemische Milieu der Pigmentepithelzelle verändert, was eine Zusammenziehung des näher gelegenen inneren und Erschlaffung des äußeren Fadenfortsatzes zur Folge haben soll. Dadurch werde das Pigmentkorn zur Rezeptorzelle hingezogen.

Wir geben jedoch zu bedenken, daß außer UYAMA niemand über eine Verschmelzung von Fortsätzen der Pigmentepithelzelle mit Rezeptoraußenglied und Membrana limitans externa berichtet hat. Eine äußere Grenzmembran gibt es auch gar nicht in Form einer kontinuierlichen Membran, wie oben gezeigt wurde.

Weiterhin wäre eine Eigenbeweglichkeit der Pigmentzellfortsätze nach Art. der Pseudopodien der Amöbe, wie sie VERNE (1930) und andere annehmen, durch ihre Fixation auch ganz ausgeschlossen.

Auch OKUDA (1962) wandte ein, daß diese angeblich kontraktile Fadenfortsätze nur vereinzelt an Pigmentgranula gefunden wurden, die durch ein besonderes Verfahren von den Pigmentepithelzellen isoliert wurden und niemals in Schnittuntersuchungen. Er ist der Meinung, daß es sich bei den Fäden um Artefakte handelt und zwar um die getrockneten Zytonlasmafortsätze der Pigmentepithelzelle.

PHOTOREZEPTOREN

Die Ähnlichkeit der bei den Rezeptorzellen beschriebenen Fibrillenstrukturen mit den von FAWCETT und PORTER (1954) untersuchten Flimmerhärchen der Pharynxepithelzelle des Frosches und Arbeiten von BAYLEANN, KNOOP und SCHIEBLER (1955) über die Geißeln im Nierenkanälchen des Krallen-

frosches, sowie mit dem Aufbau des Spermienschwanzes (RANDALL und FRIEDLÄNDER (1950), FREY WYSSLING (1955)) ist bemerkenswert. Die Flimmerhäarchen, Geißeln und Spermienschwänze bestehen auch aus einem Kranz von 9 Fibrillen, haben aber zum Unterschied in ihrer Mitte noch 2 Fibrillen.

Flimmerhäarchen und Geißeln zeigen auch nur einen einfachen Fibrillenkranz, während die Spermienschwänze noch 9 Außenfibrillen von schraubenartigem Verlauf besitzen und auf Querschnitten durch das Verbindungsstück der Rezeptorzelle noch ein weiterer peripherer Fibrillenkranz erscheint. Dieser entspringt allerdings nicht aus dem Basalkörper und ist auf das Verbindungsstück beschränkt. Da er nicht durch das Zytoplasma zieht, sondern in der Zellmembran des Verbindungsstückes liegt, kann man ihn als Sonderstruktur des Plasmolemmas ansehen. Auch Teile des von DORN (1955), sowie BAPGMANN und KNOOP (1961) beschriebenen "Saccus vasculosus" der Fische weisen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Stäbchen und Zapfen auf. Die Endknöpfe der Krönchenzellen jenes noch rätselhaften Organs enthalten viele membranbegrenzte Vakuolen, vergleichbar den "rod sacs". Die Endknöpfe werden mit dem Halsabschnitt der Krönchenzellen durch einen Stiel verbunden, der im Querschnitt eine Konfiguration von 9 in gleichmäßigem Abstand im Kreise angeordneten Doppelfibrillen bildet. Zentrale Fibrillen sind auch nicht vorhanden. Die Fibrillen sind in einem Basalkörper verankert, von dem eine periodisch gegliederte Wimperwurzel ausgeht.

Erstaunlich ist jedoch, daß bei all den beschriebenen Strukturen konstant die Zahl 9 im Fibrillenkranz auftaucht. Ob sie eine bestimmte Bedeutung hat oder eben eine Laune der Natur ist, weiß man bis jetzt noch nicht.

Auch der Fibrillenkranz der Flimmerhäarchen und Geißeln ist in einem Basalkörper verankert, von dessen Basis ebenfalls eine quergestreifte Faser ausgeht mit einer

Periodizität von 700 Å. Diese Wurzelfaser zieht ebenfalls ins Zellinnere, um mit den dort dicht gesäten Mitochondrien Kontakt aufzunehmen.

Ähnlich wie sich in der Ontogenese Perioden der Phylogenese widerspiegeln, so lassen sich aus dem Ablauf der Histogenese wichtige Rückschlüsse auf Herkunft und Bedeutung gewisser Zellorganellen ziehen.

So erforschten DE ROBERTIS (1956, 1960), TOKUYASU und YAMADA (1959) sowie UENC (1961) die Entwicklung der Sehzelle bei Katzen- und Mäuseembryonen und konnten folgenden Ablauf rekonstruieren:

Im Anfangsstadium bilden die Sehzellen eine Reihe länglicher Zellen mit ihrer Achse senkrecht zur Netzhaut. Die terminal bars der membrana limitans externa stellen ihre äußere Begrenzung dar. Nun bilden sich am distalen Ende der Rezeptorzellen Ausstülpungen, die sich durch die äußere Grenzmembran nach skleral vorwölben. Zur gleichen Zeit erscheinen in dieser Protrusion 2 Basalkörper, von denen der eine mit seiner Achse parallel zur Zelliachse und näher der Plasmamembran liegt. Der zweite liegt etwas abseits. Die weitere Entwicklung ist durch folgende Ereignisse charakterisiert: In sehr schnellem Ablauf sprossen aus dem der Membran näher liegenden Basalkörper röhrenförmige Sturkturen - sog. "ciliary tubules nach TOKUYASU und YAMADA oder "cilliary filaments nach DE ROBERTIS - in die Zellvorstülpung aus, die sie in skleraler Richtung vor sich herzutreiben scheinen. Bei einer Länge von ungefähr $1,5\mu$ erweitert sich das distale Ende des nun gebildeten primitiven Ciliums. In ihm zerfallen die vom Basalkörperchen ausgehenden Tubuli zu einer Reihe kleiner Bläschen, sog. "ciliary vesicles". Im schmalen proximalen Abschnitt von ca. $0,5\mu$ bleiben die ciliary tubules in ihrer Kontinuität erhalten (siehe Abb. 11!).

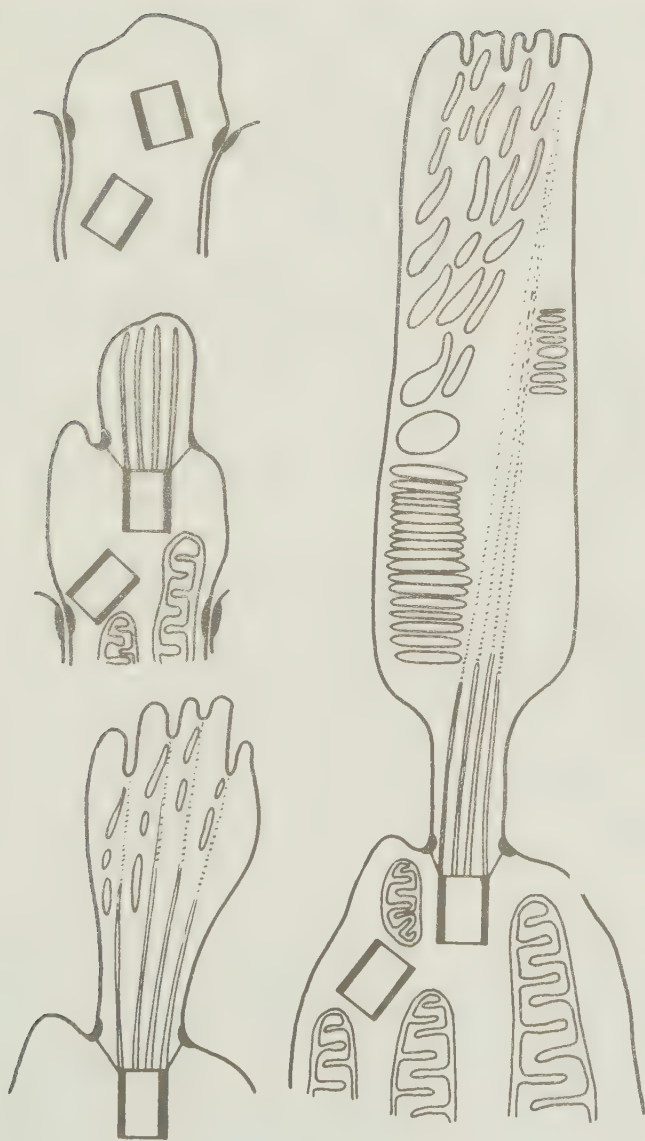
Abb. 11:

Schematische Darstellung der Entwicklungsfolge einer Stäbchenzelle (modifiziert nach TOKUYASU und YAMADA).

In Höhe der Plasmamembranverdichtungen (terminal bars) der späteren äußeren Grenzmembran bilden sich skleralwärts gerichtete Ausstülpungen, in denen 2 Basalkörperchen erscheinen. Von dem distal gelegenen sprossen röhrenförmige Strukturen, sog. ciliary tubules aus, die nach Kontakt mit der Plasmamembran am skleralen Ende der Vorstülpung in Bläschen zerfallen, welche sich abplatten und sich zum proximalen Abschnitt hin absetzen und aufstapeln.

Der basale Abschnitt der Ausstülpung bleibt schmal und bildet das sog. Verbindungsstück. Ihn durchziehen die röhrenförmigen Strukturen, die hier in ihrer Kontinuität erhalten bleiben.

In dem Abschnitt der primitiven Sehzelle, der glaskörperwärts von den Plasmamembranverdichtungen gelegen ist, entwickeln sich viele Mitochondrien, und dieser Teil reift so zum Innenglied aus.



SOTELO und TRUJILLO-CENOZ (1958) untersuchten am Hühnchenembryo elektronenoptisch die Entwicklung des Ciliums an Zellen des canalis neuralis:

Nach der letzten Mitose wandern die beiden Zentriolen zur Zellperipherie und eines nimmt Kontakt zur Plasmamembran auf. Bemerkenswerterweise durchläuft die nun einsetzende Entwicklung des Ciliums ganz ähnliche Stadien wie die Bildung des primitiven Ciliums der Sehzelle. Die Zellmembran stülpt sich am Kontaktpunkt mit dem einen Zentriol aus, und röhrenförmige Strukturen, die aus dem Basalkörper entspringen, reihen sich zu Fibrillen aneinander, die 9 an Zahl in einem Kranz 2 zentrale umgeben. Die taillenförmig eingeschnürte Basis des so gebildeten Ciliums wird in eine Einstülpung versenkt. Dann streckt sich das Cilium in die Länge und ragt in das Lumen des canalis neuralis.

SOTELO und TRUJILLO-CENOZ (1958) stellten auch an verschiedenen Tierspezies eine vergleichende Studie über die Entwicklung des kinetischen Apparates der Spermienzelle an und konnten dabei gleichermaßen feststellen, wie unter dem Einfluß des der Plasmamembran anliegenden Zentriols sich diese vorstülpt und nachher die Wandung der vom Zentriol ausgehenden Fibrillen bildet. Durch Streckung reift dieses Cilium zum kinetischen Apparat. In den Spermienzellen macht das 2. ^{te} Zentriol einen rudimentären Eindruck.

Während die Histogenese bei den beschriebenen Zelltypen bis zur Bildung des Ciliums mit seinem vom Basalkörper ausgehenden Fibrillenkranz prinzipiell gleich verläuft und zur Enddifferenzierung nur noch ein kurzer Weg zurückzulegen ist, macht die Sehzelle an ihrem sog. primitiven Cilium noch eine umwälzende Entwicklung durch. Wie bereits beschrieben, zerfällt distal der Fibrillen- kranz in Reihen kleiner Bläschen. An ihren Berührungspunkten mit der Plasmamembran spielen sich nun die er-

sten morphologischen Veränderungen ab: Die Plasmamembran faltet sich vielfach ein. Der Boden ihrer Einfältelungen hat Kontakt mit den sog. ciliary vesicles. Das distale Ende des primitiven Ciliums streckt sich in die Länge und wächst zu einer Breite von 1μ aus. Auf Längsschnitten sieht man nun, wie säckchenartige Gebilde, sog. "primitive rod sacs", vom Fußpunkt der Einfältelungen aus nach proximal ins Cilium absinken, sich abplatten und zu einer Säule aufstapeln. Aus dem primitiven Cilium ist das Rezeptoraußenglied geworden.

DE ROBERTIS (1956) leitet die Doppelmembranscheibchen von den ciliary vesicles ab. Nach TOKUYASU und YAMADA (1959) sowie SJÖSTRAND (1961) stammen sie von den Einfältelungen der Plasmamembran, die zu dieser morphologischer Differenzierung von den ciliary vesicles induziert wurde.

Bis jetzt sind 2 Typen von Doppelmembranscheibchen bekannt: isolierte Scheibchen mit seitlichen Einschnitten, wie sie durchweg bei Stäbchenzellen zu beobachten sind und solche, die eine Einstülpung der Plasmamembran darstellen, also an einer, aber immer der gleichen Seite offen sind.

Diesen Typ stellen die nur wenig erforschten Zapfenzellen dar. Er wurde aber auch beim Barsch an den Stäbchenzellen gefunden. Es ist erstaunlich, daß sich der gleiche Bauplan des Rezeptoraußengliedes ohne wesentliche Abweichung durch die gesamte Wirbeltierreihe verfolgen läßt. Wie schon bei den Befunden dargelegt, erscheinen öfter die Stäbchenaußenglieder des Rhesusaffen im Längsschnitt halbiert. Wir möchten daraus ableiten, daß die Doppelmembranscheibchen des Rhesusaffen einen seitlichen Einschnitt aufweisen, durch den der Schnitt verläuft. Damit wäre das Stäbchenaußenglied des Rhesusaffen gleichermaßen aufgebaut wie das von MISSOTTEN (1959) beschriebene Stäbchenaußenglied des Menschen. Der

exakte Beweis durch Analysen von Querschnitten steht allerdings noch aus.

Nach den histogenetischen Beschreibungen macht also das primitive Cilium der Sehzelle im Verhältnis zu den Vergleichsstrukturen noch eine ganz gewaltige Differenzierung durch, um schließlich zum Rezeptoraußenglied auszureifen. Wir sind somit geneigt, wie es schon DE ROBERTIS (1956) inaugurierte, das Rezeptoraußenglied als modifiziertes Cilium anzusehen, ausgezeichnet durch eine einmalige Differenzierungshöhe. Das Besondere am Außenglied ist also die Tatsache, daß es auf dem Bauprinzip eines Ciliums gleichsam als Fundament fußt und weitere, hochdifferenzierte Strukturen, nämlich die Doppelmembranscheibchen, darauf aufbaut. Die treibende Kraft zu dieser Differenzierung ist das Basalkörperchen, in dem es wurzelt. Dies ist als Zellorganell mit einer großen prospektiven Potenz ausgestattet, die je nach den Erfordernissen verschiedener Zelltypen vielfältige Funktionen erfüllt. Einmal baut es mit dem 2. Basalkörperchen - beide auch als sog. Zentriolen bekannt - während der Mitose teilungsfähiger Zellen die Zentralspindel auf.

Die Geißeln von Algen, Protozoen, Insekten, Mollusken und Wirbeltieren sind im Basalkörperchen verankert.

Angelehnt an die Zellmembran gibt es weiterhin den Anstoß zur Entwicklung eines Fibrillenkranzes, der entweder zur Wimper, wie im Falle der Zellen des canalis neuralis bei Hühnchen, oder zum kinetischen Apparat des Spermischwanzes oder zur Ausbildung des Rezeptoraußengliedes führt.

In der Netzhaut, besonders in der Peripherie, gibt es auch eine geringe Zahl abnormer Stäbchen, wie TOKUYASU und YAMADA (1960) bei Maus, Kaninchen und Mensch zeigen konnten. Aus ihrer Morphogenese bei Kätzchen schließen die Forscher, daß sich die induktive Wirkung der vom Basalkörperchen ausgehenden "ciliary tubules" auf die Plasmamembran eines distalen Zytoplasmabezirkes des Innengliedes entfaltet, anstatt auf das primitive Cilium. Ein Verbindungsstück fehlt diesen abnormen Stäbchen.

Untersuchungen von DOWLING und GIBBONS (1961) an Ratten zeigen, daß die Erhaltung der Struktur des Stäbchens von der Vitamin-A Zufuhr abhängt. Vitamin A-Mangel führt zu einer Zerstörung des Stäbchenaußengliedes. Die Doppelmembranscheibchen schwellen, rücken voneinander ab und bilden große Blasen. Schließlich fällt das lange, schlanke Außenglied zu einem rundlichen, plumpen Fortsatz zusammen. Interessanterweise wirkt sich Vitamin A-Mangel auch auf die ähnlich gebauten Myeloidkörper des Pigmentepithels aus. Sie sind bei Vitamin A-Mangel nicht mehr auffindbar. Hat der Vitamin A-Mangel nicht zu lange angehalten, so kommt es zu einer Regeneration der Stäbchenaußenglieder, und die Myeloidkörper treten auch wieder in Erscheinung.

So groß das Ausmaß der prospektiven Potenz der Zentriolen als Zellorganellen ist, so schwierig ist eine Klärung der physiologischen Bedeutung der Strukturen, die in ihnen wurzeln. " Die Sprache, die diese Strukturen sprechen", konnte, besonders was die Rezeptorausenglieder anbetrifft, noch nicht entziffert werden. Einigkeit besteht jedoch insoweit, als die Erregung durch einfallendes Licht im Außenglied entsteht, das einer Antenne vergleichbar ist. Zur Erregung sind nur geringste Lichtmengen nötig. Nach den Arbeiten von BOUMAN (1952) genügen 2 Photonen, nach den Studien von HECHT,

SCHLAER und PIRENNE (1941 - 1942) nur ein einziges Lichtquant. Die Energie, um das Außenglied in diesem leicht erregbaren Zustand zu halten, soll von dem mit Mitochondrien - den Multienzymzentren - reichbepackten Innenglied geliefert werden. Nach WALD (1958) ist es falsch zu sagen, daß das Licht beim Sehvorgang Arbeit leistet. Die durch das Licht im Außenglied erzeugte molekulare Veränderung soll nur als Auslösemechanismus auf das mit Energie geladene Innenglied wirken. WALD ist der Meinung, daß das Licht die Isomerisierung der 11-cis-Form des Retinins in die all-trans-Form bewirkt, wobei Energie frei wird. Weitere energieliefernde chemische Umwandlungsprozesse der Sehpigmente sollen sich bei Raumtemperatur abspielen. Nur die Reoisomerisierung der all-trans-Form des Retinins in die cis-Form im Zyklus der chemischen Reaktionen soll Energie verbrauchen. Dieser Prozess läuft jedoch im Dunkeln ab.

Bekanntlich sind die Sehzellen wie die Riechzellen primäre Sinneszellen, d.h. sie sind durch ihren die Erregung weiterleitenden Nervenfortsatz zugleich Nervenzellen. Die im Stäbchen wie auch im Zapfen entstandene Erregung wird entlang der Rezeptorfaser zum Synapsenkörper geleitet. Auf die Ähnlichkeit der Rezeptorfaser mit einer marklosen Nervenfasern wurde bereits hingewiesen.

Charakteristische Strukturen im Synapsenkörper sind wie erwähnt die vielen winzigen Bläschen oder Körnchen. Ähnliche Bläschen fand ROBERTSON (1956, 1957) in den Nervenendigungen an der motorischen Endplatte bei Reptilien. DEL CASTILLO und KATZ (1956) vermuten, daß sie Azetylcholin enthalten. Das gleiche nehmen DE ROBERTIS und BENNET (1955) bei den Photorezeptoren an.

DE ROBERTIS und FRANCHI (1956) berichteten, daß bei Kaninchen die 4 Stunden lang dem Sonnenlicht ausgesetzt waren, die Bläschen größer werden (von 250 - 650 Å) und

sich an den präsynaptischen Membranen anhäufen. SJÖSTRAND (1961) jedoch hat Zweifel, in den Synapsenbläschen Acetylcholin anzunehmen. Er wies darauf hin, daß in den Synapsen der inneren retikulären Schicht beiderseits der Synapsenmembran solche Bläschen gefunden wurden, was ihre Interpretation als Überträgersubstanz unzulässig macht, es sei denn, es findet auch eine rückläufige Erregungsleitung statt.

Über die synaptische Verknüpfung der Rezentoren untereinander, dem α -Typ mit dem β -Typ, stellt SJÖSTRAND (1961) interessante Vermutungen auf. Er glaubt, daß die in hell belichteten Netzhautzonen aktivierten β -Zellen ihre benachbarten α -Zellen vermittelt ihrer (zum Synapsenkörper der α -Zellen laufenden) Fortsätze hemmen. So wird angeblich die Erregungsübertragung gerade außerhalb des belichteten Bezirkes liegender α -Zellen auf die Bipolaren unterbrochen und ausgelöscht, was den simultanen Helligkeitskontrast erklären soll.

Der Übergang vom I. zum II. und vom II. zum III. Neuron geht mit einer Abnahme der Zellzahl einher, das gleichsam eine Zusammenfassung und Auswertung der Erregungen bedeutet. Sie werden über die Neuriten des Ganglion nervi optici aus der Netzhaut heraus und über den Sehnerven zum Gehirn geleitet. Markhaltige Nervenfasern in der 9. Netzhautschicht sind eine Abnormität. Die normale Markbildung der Opticusfasern ist ein zentrifugaler Prozeß, der bei der Geburt an der Lamina cribrosa haltmacht (HOGAN und ZIMMERMAN, 1962). Da die Opticusneurite in ihrem Verlauf erst marklos, dann im Sehnerv markhaltig sind, scheint der Markmantel für die gegenseitige Isolierung nicht nötig zu sein. Möglicherweise beeinflußt das Mark die Geschwindigkeit der Erregungsleitung.

GANGLION NERVI OPTICI

BECHER teilt die in verschiedener Größe vorkommenden Ganglienzellen des Sehnerven in 2 Gruppen ein:

Die großen Zellen mit viel Zytoplasma und zentral gelegenen Kern sieht er als rein sensitive Zellen an, über deren auswertende und zusammenfassende Funktion als III. Neuron gerade berichtet wurde.

Den kleineren Zellen mit weniger Zytoplasma schreibt er vegetative Funktionen zu. Ihr Anteil soll beim Menschen 90 % ausmachen. BECHER (1953, 1954) hat mit Eisenhämatoxylin-Färbung Sekretion in diesen Zellen nachgewiesen, die ABRAHAM (1960) in seinen histologischen Untersuchungen jedoch nicht bestätigen konnte. In seiner Theorie stützt sich BECHER auf die Entwicklung der Netzhaut, wonach diese wie der Hypothalamus aus dem Diencephalon stammt. Seine vegetative Zellgruppe vergleicht er im Aussehen mit den neurosekretorischen Zellen des Hypothalamus. K. BECH (1957) unterscheidet 3 Zelltypen:

1. kleine Zellen, bei denen der Kern den größten Teil der Zelle einnimmt, 2. mittelgroße und 3. große Zellen.

Die 1. Gruppe vergleicht er mit den Körnerzellen der Hirnrinde, die 2. Gruppe mit den Zellen des Diencephalon. Die Zellen der 3. Gruppe ähneln den großen Pyramidenzellen. BECHs Gruppe 1 und 2 entsprechen den vegetativen

Zellen BECHERS, seine Gruppe 3 den sensitiven. KNOCHE (1956) beschrieb bei Hund, Kaninchen und Mensch eine retino-hypothalamische Bahn, die er als Fortsätze der von BECHER in der Netzhaut beschriebenen vegetativen Zellen ansieht. Sie soll in der Wand des 3. Ventrikels, im Nucleus paraventricularis, im Nucleus infundibularis tuberis und im Infundibulum sowie im Hypophysenhinterlappen enden. Mehrere Forscher, so R. THIEL, HOLWICH, GREFF, CONE, MACMILLAN, DUKE-Elder, DODT und WOLTER glauben auch an die Existenz zentrifugaler bzw. efferen-

ter Nervenfasern im menschlichen Nervus opticus und der Retina. WOLTER stützt sich dabei auf Befunde an Sehnervenstümpfen von Patienten, deren Augen viele Jahre vorher enukleiert worden waren.

Die Einwirkung des Lichtes auf den Organismus ist ja auch schon seit langem aus vielen Beobachtungen bekannt. So fand HOLMICH (1950) nach Prüfung des Kohlehydrathaushaltes mit Insulinbelastung bei Blinden einen verzögerten und abgeschwächten Eintritt der Gegenregulation. JENDRALSKI (1951) beobachtete nach doppelseitiger Kataraktextraktion die Heilung eines Diabetes insinidus. JONES (1949) konnte bei Kaninchen durch mehrtätigen Augenabschluß die 24-Stunden-Periodik für Blutzucker stören. Geblendete Hähnchen zeigen Entwicklungsstörungen wie Hodenatrophie, mangelhafte Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale und eine Änderung im Zellbild der Hypophyse (ROJZIN, 1943). In Versuchen an vielen anderen Tieren zeigte sich die entwicklungsfördernde Wirkung des Lichtes auf die Gonaden. Auch steigert Lichtzufuhr die Pigmentbildung. RODWALD (1935) konnte nachweisen, daß Opticusreizung eines im Dunkeln gehaltenen Frosches die pars intermedia der Hypophyse aktiviert.

Die angeführten Beobachtungen stellen die funktionelle Abhängigkeit einiger im Bereich des Hypothalamus-Hypophysengebietes lokalisierten Zentren von Einfluß des Lichtes heraus. Die Netzhaut erscheint danach gewissermaßen als "Vorposten des Dienzephalon."

DIE MEMBRANEN DER NETZHAUT

Bei der Beschreibung der Netzhaut wurden 4 "Membranen" erwähnt. Ganz außen an der Basis des Pigmentepithels liegt die zellfreie BRUCHsche Membran. Ihr den Pigmentzellen anliegender Abschnitt stellt eine Basalmembran dar.

Die Pigmentzellwände sind in ihrem apikalen Bereich zu einer Serie von "terminal bars" verdichtet. ANGELUCCI (1878) beschrieb lichtmikroskopisch diese Strukturen als "membrana reticularis retinae" und VERHOEFF (1903) als "gefensterte Membran".

Die äußere Grenzmembran stellt gleichfalls wie die gefensterte Membran eine Serie von terminal bars dar.

An der Innenseite der Netzhaut schließlich bildet die innere Grenzmembran den Abschluß zum Glaskörper. Sie wiederum stellt wie der innere Abschnitt der BRUCHschen Membran eine Basalmembran dar.

Somit liegt im Pigmentepithel eine Struktur - nämlich die Zellwandverdichtungen oder terminal bars - einer gleichgebauten in der Netzhaut gegenüber. Sie sind einander homolog. Histologisch ist der Name Membran für beide nicht richtig.

Netzhaut und Pigmentepithel liegen in engem Kontakt nebeneinander. Betrachtet man beide zusammen, so werden sie nach innen zum Glaskörper und nach außen zur Chorioidea von einer Basalmembran eingehüllt. Innere Grenzmembran und BRUCHsche Membran sind also auch Antipoden.

Die Lage dieser "Membranen" zueinander läßt sich nur aus der Entwicklung des Auges verstehen, nach der sich die dem Diencephalon entsprossene Augenblase von lateral her zum Augenbecher einstülpt, bis der Ventrikel verschwindet. Der entstandene Augenbecher hat eine doppelte

Wand. Das äußere Blatt des Augenbechers entwickelt sich zum Pigmentepithel, das innere zur Netzhaut. Beide verlieren ihren ehemaligen Zusammenhang vor der Einstülpung durch die BRUCHsche Membran und innere Grenzmembran, welche als Basalmembranen am Pupillarrand, dem ehemaligen Umschlagspunkt beider Augenbecherblätter, ineinander übergehen.

Die terminal bars sind dem ehemaligen Sehventrikel zugekehrt.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einer historischen Übersicht über die Entwicklung der histologischen Netzhautuntersuchungen wird eine Beschreibung der Retinastrukturen gegeben, wie sie sich aus den vielfältigen, teils widerspruchsvollen elektronenmikroskopischen Studien und eigenen Untersuchungen am Rhesusaffen ergibt. Die besondere Aufmerksamkeit gilt dem Pigmentepithel und den Photorezeptoren, dem Brennpunkt der Sehnprozesse.

Die BRUCHsche Membran des Rhesusaffen hat eine Gesamtdicke von ca. 80 m μ und wird von zwei optisch dichteren Streifen durchzogen. Beide sind bis zu 10 m μ dick, der zur Aderhaut hin gelegene jedoch weist mehrere Unterbrechungen auf, die im Zusammenhang des Stofftransportes von der Choriocapillaris zur Sinnesepithelschicht hin erörtert werden. Das Pigmentepithel mit seinen Zellorganellen wie endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien, Lamellenkörner, Golgiapparat und Pigmentkörner wird beschrieben. Auf die Vergrößerung der Zelloberfläche durch die basalen Einfaltungen und die zwischen die Rezeptoraußenglieder ragenden Zytoplasmafortsätze wird hingewiesen. Besonders auf die Pigmentgranula, die beim Rhesusaffen meist ovale Form haben von durchschnittlich 300 m μ Dicke und 500 m μ Länge, wird näher eingegangen.

Über ihre Entstehung aus Strukturen des endoplasmatischen Retikulums, ihre Wanderung in die apikalen Zellfortsätze als auch über ihre abschirmende und fokussierende Wirkung auf die Rezeptoraußenglieder wird zusammenfassend referiert.

Die Sehzellen stellen Sinnesnervenzellen dar, die sich durch besondere Zellabschnitte nämlich das sklerale

Außenglied und das proximale Innenglied auszeichnen. Das Außenglied hat eine lamelläre Struktur, die bei der Stäbchenzelle durch isolierte, in sich abgeschlossene Doppelmembranscheibchen mit einem oder mehr seitlichen Einschnitten je nach Tierspezies, bei der Zapfenzelle durch Einstülpungen der Zellmembran gebildet wird. Am Beispiel des Rhesusaffen wird der Membranaufbau des Stäbchenaußengliedes demonstriert. Die in Längsschnitten je nach Lage des Schnittes halbierten Doppelmembranscheibchen deuten an, daß sich an ihnen wie beim Menschen ein seitlicher Einschnitt findet. Mit dem an Mitochondrien reichen Innenglied ist das Außenglied durch das taillenartig eingeschnürte Verbindungsstück verbunden. Im skleralen Bereich des Innengliedes liegen 2 Basalkörperchen. Aus dem kräftigeren entspringt ein Bündel von 9 Fibrillen, die durch das Verbindungsstück seitlich ins Außenglied ziehen. Querschnitte durch das Basalkörperchen beim Rhesusaffen zeigen seinen Aufbau aus 9 optisch dichten Pfeilern, die im Kreis mit einem Durchmesser von ca. $250\text{ m}\mu$ angeordnet sind.

Der komplizierte Aufbau des Rezeptoraußengliedes wird im Zusammenhang gebracht mit Cilienstrukturen, wie sie sich bei Wimperhärchen, Flimmerhärchen, Spermien-schwänzen und Teile des saccus vasculosus der Fische finden. Das Außenglied wird an Hand histogenetischer Vergleiche morphologisch gedeutet als Cilium mit einer ganz besonderen Differenzierungshöhe, die letztlich von dem Basalkörperchen induziert wird.

Die einzelnen Teile der Sinneszelle werden nach ihrer physiologischen Aufgabe besprochen. Im Rezeptoraußenglied wird durch geringste Mengen einfallendes Licht - 1 oder 2 Lichtquanten sollen genügen - ein Erregungszustand nach Art eines Triggermechanismus ausgelöst. Das Innenglied soll die Energie für die hohe Erregbarkeit des Außengliedes liefern. Der Weg der Erregungs-

leitung entlang der Rezeptorfaser, die mit einer marklosen Nervenfaser verglichen wird, über den kompliziert aufgebauten Synapsenkörper auf das II. Neuron wird verfolgt. Neben den sensitiven Opticusganglienzellen werden BECHERS vegetative Ganglienzellen in ihrer Bedeutung mit Stoffwechselvorgängen diskutiert. Weiterhin wird auf die Assoziationszellen, die Netzhautglia und auf den Gefäßfeinbau eingegangen. Die in der Netzhaut vorkommenden "Membranen" erhalten in ihrem Feinbau und ihrer Lage zueinander aus der Netzhautentwicklung ihre Erklärung.

SCHRIFTTUM

1. ABRAHAM, A.
Zschr. f. Zellforsch., 52:529-548 (1960)
2. ADLER, F.H.
Physiology of the Eye, Mosby, St. Louis, Missouri, (1959)
3. AKIYA, S.
Acta soc. Ophth. japon. Tom 65 Fasc. 8, 1793-1817 (1961)
4. AKIYA, S.
Jap. J. Ophth. Vol. 6 No. 2, 21-26 (1962)
5. AKIYA, S.
Acta soc. Ophth. japon. Tom 65 (10):2225-2228 (1961)
6. ANGELUCCI, A.
Arch. Physiol.(Leipzig) 353-386 (1878)
7. AREY, L.B.
Retina, Chorioid and Sclera, In: Cowdry's Special Cytology, New York, Hoeber, 2. Auflage (1932)
8. BACH, L.
Arch. f. Ophth., 41:62 (1895)
9. BARGMANN, W., KNOOP, A., und SCHIEBLER, Th.H.
Zschr. f. Zellforsch. 42 (1955)
10. BARGMANN, W.
Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart (1962)
11. BARGMANN, W., und KNOOP, A.
Zschr. f. Zellforsch. 55:577-596 (1961)
12. BECH, K.
Acta ophthalmologica (Kopenhagen) Suppl. 46:1-105 (1957)
13. BECHER, H.
Verh. der Anat. Gesellschaft auf der 51. Versammlung in
Mainz vom 14. - 17. April 1953:166
14. BECHER, H.
Acta neurovegetat. 8:421 (1954)
15. BECHER, H.
Bericht der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und
Heilkunde zu Gießen. Neue Folge, Naturwissenschaftl.
Abt. 27:215 (1954)
16. BINDER, R. und ORTH, E.
Graef. Arch. Ophth. 154:266 (1953)
17. BOUMAN, M.A.
J. opt. Soc. Amer. 42:941-950 (1952)
18. CARASSO, N.
Proc. Stockholm Conf. on Elektron Microscopy Academic
Press, New York, S. 192-194 (1957)

19. COHEN, A.I.
Some preliminary electron microscopic observations of the outer receptor segments of the retina of the Macaca rhesus. In: SMELSER, the Structure of the Eye. Academic Press, New York and London S. 151-158 (1961)
20. COHEN, A.I.
Am. J. Anat. 107:23-48 (1960)
21. COHEN, A.I.
Am. J. Anat. 108-179-198 (1961)
22. CONE, W. und MACMILLAN.
The optic nerve and papilla, In: Cytology and Cellular Pathology of the Nervous System, Herausgeber W. Penfield, Vol. II, S. 890 Hoeber, New. York.
23. DALTON, A.J. und FELIX, M.D.
In: Pigment Cell Growth, Seite 267, Herausgeber M. Gordon, Academic Press New York (1953)
24. DAVSON, H.
The Eye, Vol. 1 Vegetative Physiology and Biochemistry. Acad. Press, New York-London (1962)
25. DEL CASTILLO, J. und KATZ, B.
Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry. Herausgeber: J.A.V. Butler, Vol. 6, S. 137, London und New York, Pergamon Press (1956)
26. DETWILER, S.R.
Vertebrate Photoreceptors, New York, Macmillan (1943)
27. De ROBERTIS, E. and FRANCHI, C.M.
J. biophys. biochem. Cytol. 2:307-318 (1956)
28. DE ROBERTIS, E.
J. biophys. biochem. Cytol. 2:319-330 (1956)
29. DE ROBERTIS, E. und BENNET, H.St.
J. biophys. biochem. Cytol. 1:47-58 (1955)
30. DE ROBERTIS, E.
J. biophys. biochem. Cytol 2(4):209-219 (1956)
31. DE ROBERTIS, E.
J. Gen. Physiol. 43(6):1-14 (1960)
32. DODT, E.
J. Neurophysiol. 19:301 (1956)
33. DOGJEL, A.S.
Arch. f. mikrosk. Anat. 38:317 (1891)
34. DOGJEL, A.S.
Arch. f. mikrosk. Anat. 44:622 (1895)
35. DOGJEL, A.S.
Arch. f. mikrosk. Anat. 40:29 (1892)
36. DORN, E.
Der Saccus vasculosus, In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von W. PÄFOMANA, Bd. IV/2, S.140-185, Berlin, Göttingen, Heidelberg, Springer Verlag (1955)

37. DOWLING, J.E. und GIBBONS, J.R.
The effect of vitamin A deficiency on the fine structure of the retina. In: SNELSER, the Structure of the Eye, Academic Press, New York-London (1961)
38. DUKE-ELDOR, W.S.
Textbook of Ophthalmology St.Louis, C.V. Mosby, V. 1 (1939)
39. EAKIN, R. M. and WESTFALL, J.A.
J. bionhys. biochem. Cytol 6:133 (1959)
40. EHRlich, P.
Zentralbl. f. d. Med. Wiss. 23:113 (1895)
41. EICHNER, D.
Zschr. f. Zellforsch. 48:137-186 (1958)
42. EVANS, J.N.
Arch. of Ophth. 37:182 (1947)
43. FALK, S. und RHODIN, J.
In: "Electron Microscopy", Herausgeber Sjöstrand, F.S. und Rhodin, J., Seite 213, Academic Press, New York (1956)
44. FAWCETT, D.W. und PORTER, K.R.
J. Morphol. 94:211 (1954)
45. FERNER, H. und GANSLER, H.
Zeitschr. f. Zellforsch. 55:148-178 (1961)
46. FINE, B.S:
Arch. Ophth. 66:847-860 (1961)
47. FITZPATRICK, T.B. and KUKITA, A.
In: "Pigment Cell Biology", Herausgeber: Gordon, M., Seite 489, Academic Press, New York (1959)
48. FITZPATRICK, T.B., BRUNET, P. and KUKITA, A.
In: The Biology of Hair Growth, Herausgeber: Montagna, W. und Ellis, R.A., S. 255, Academic Press, New York (1958)
49. FONTANA, F.
Zitiert von POLYAK: The Retina.
50. FRANZ, W.
Naturwissenschaften, 21:578 (1933)
51. FRANZ, V.
Biol. Zbl. 54:76 (1934)
52. FREY-WYSSLING, A.
Protoplasmatologia Bd. II, A 2, Springer Verlag Wien (1955)
53. GOLGI, C.
Mem. d. R. I. Lomb. die Sci. e Let. II ser. 12:5 (1878)
54. GREFF, R.
Die mikroskopische Anatomie der Sehnerven und der Netzhaut. In: Handbuch der gesamten Augenheilkunde Graefe-Saemisch. Vol. I (2), Engelmann, Leipzig.

55. GALEN,
Zitiert von Polyak: The Retina.
56. GRÜNBERG, H.
The Genetics of the Mouse, 2. Aufl. Kap. IV und V, Martinus Nijhoff, The Hague.
57. HANAWA, I.
J. Japan. Biochem. 28:587 (1957)
58. RECHT, S., SCHLAER, S. and PIRENNE, M.H.
J. Gen. Physiol. 25:319-840 (1941-1942).
59. HOGAN, M.J. und ZIMMERMAN, L.E.
Ophthalmic Pathology, 2. Auflage Saunders Co. Philadelphia-London S. 469-570 (1962)
60. HOLWICH, F.
Bericht über die 56. Zusammenkunft der Dtsch. Ophthalm. Ges. in München, S. 270 - 275 (1950)
61. HOLWICH, F.
Graefes Arch. Augenheilk. 150:529-538 (1950)
62. HOLWICH, F.
Münch. Med. Wschr. Nr. 21, S. 1057 - 1066 (1952)
63. HOPTOGA, P. DEL PIO
Mikroglia. In: "Cytology and Cellular Pathology of the Nervous System". Herausgeber: W. PENFIELD, Vol. II, Hoeber, New York (1932)
64. HUBBARD, B. and KROPP, A.
Ann. New. York Acad. Sci 81:338-398 (1959)
65. IBN SINA
Zitiert von POLYAK: The Retina.
66. IKUI, H., KTAURAK, und ITAKI, S.
Acta societ. ophth. japon, 61:1194 (1957)
67. ITAKI, S.
Jan. J. Ophth. Vol. 3, No.1, S. 47-54 (1959)
68. JENDRALSKI, F.
Ulin. Pbl. Augenheilkunde 118:319-321 (1951)
69. JONES, A.
Klin. Endokrinologie, Berlin-Göttingen-Heidelberg, Springer Verlag (1949)
70. KACZUROVSKI, M.I.
Americ. J. Ophth. 53:79-92 (1962)
71. KEPLER, J.
Grundlagen der geometrischen Optik, Übersetzt von F. Plehn, herausgegeben von H.v. Söhr Ostwalds Klassiker d. Exakt. Wissenschaften No. 198, Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H. Leipzig S. 34-56 (1922)
72. KINUGASU, H.
Acta Societ. ophth. japon 57:436 (1953)

73. KNOCHE, H.
Zschr. f. Zellforsch. 45:201-264 (1956)
74. KOLMER, W.
Die Netzhaut. In: "von Möllendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen", Berlin, Springer Verlag, Bd. 3, Teil 2, S. 295 (1936)
75. KRAUSE, W.
Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histologie 12:105 (1895)
76. KNUCKMANN, E.
Zschr. f. Augenheilkunde XXV:1 (1957)
77. KUNITITSU, S.
Folia ophthalmologica japonica, 12:451 (1961)
78. KÜHN, W.
Untersuch. physiol. Inst. Univ. Heidelberg 3:221 (1880)
79. LADMAN, A.J.
J. biohys. biochem. Cytol. 4:459-466 (1958)
80. LASANSKY, A. und DE ROBERTIS, E.
J. biohys. biochem. Cytol. 4:743 (1958)
81. LASANSKY, A. und DE ROBERTIS, E.
J. biohys. biochem. Cytol. 7:493-498 (1960)
82. LEBUNHOEK, A.
Zitiert von POLYAK: The Retina.
83. LEONER, A.B.
Advances in Enzymol. 14:73 (1953)
84. LION, G., MAERTENS, C. und VANDERWERSSCHE, G.
In: "Electron Microscopy". Herausgeber: Sjöstrand und Rhodin, s. 196, Academic Press, New York, (1956)
85. LISS, J.
Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 65:937 (1956)
86. LISS, L.
Zschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 48:283 (1958)
87. MANDA, J.
Jap. J. Ophth. Vol. 3, No. 1:37-46 (1959)
88. MARCHESANI, O.
Graefes Arch.Ophthalm. 117:575 (1926)
89. NELSON, D.S.
Advances in Enzymol. 16:106 (1955)
90. RAYNARD, D.W., Schultz, R.L. und PEASE, D.C.
Am. J. Anat. 100:409 (1957)
91. MICHAELSON, I. C.
Retinal Circulation in Man and Animals. C.C. Thomas, Springfield, Illinois (1954)
92. NYSSOTEN, L. und VAN ITTERBEEK, W.
Bull. de la Société belge d' Ophthalmologie 120:608-617 (1959)

93. MISSOTTEN, L.
Ophthalmologica 140:200-214 (1960)
94. MISSOTTEN, L.
Bull. Société belge d'Ophtalm. 128:207-214 (1961)
95. NOODY, M.F. und ROBERTSON, J.D.
J. biophys. biochem. Cytol. 2:87-92 (1960)
96. MOYER, F.
Electron Microscope Observations on the Origin, Development, and Genetic Control of Melanin Granules in the Mouse Eye. In: The Structure of the Eye, Herausgeber SMELSER, Academic Press New York (1961)
97. MÜLLER, H.
Zschr. f. wissenschaft. Zool. 8:1 (1956-57)
98. NAPOLITANO, L. und FAYCETT, D.
J. biophys. biochem. Cytol. 4:685-692 (1958)
99. NISSL, F.
Tagebl. d. 58. Versamml. deutsch. Naturf. und Ärzte, Straßburg, S. 506 (1885)
100. NOELL, W.K.
Americ. J. Ophth. 36:103 (1953)
101. NOELL, W.K.
Americ. J. Ophth. 40:60 (1955)
102. OKUDA, K.
Acta soc. ophth. japon. 65:2126-2151 (1961)
103. OKUDA, K.
Jan. J. Ophth. Vol. 6 No. 2, S. 10-21 (1962)
104. PALADE, G.E.
J. Exp. Med. 95:285 (1952)
105. PALADE, G.E.
J. biophys. biochem. Cytol. 2:417 (1956)
106. PALADE, G.E.
A small particulate Component of the Cytoplasm. In PALAY, S.L:Frontiers in Cytology, New Haven, Yale Univ. Press (1958)
107. PALAY, S.L. und PALADE, G.E.
J. biophys. biochem. Cytol. 1:69-88 (1955)
108. PAPPAS, G.D. und SMELSER, G.K.
The Fine Structure of the Ciliary Epithelium in Relation to Aqueous Humor Secretion, aus: "The Structure of the Eye", herausgegeben von G.K. SMELSER, Academic Press, NG. (1961)
109. PEASE, D.C.
J. biophys. biochem. Cytol. 2 (Suppl) 203-208 (1956)
110. PLATTER, F.
Zitiert von POLYAK: The Retina.
111. PORTER, K.R.
Harvey Lectures, Ser. 51:175 (1957)

112. PORTER, K.R. und YAMADA, E.
J. biophys. biochem. Cytol 7: (1960)
113. PORTER, K.R.
The ground substance; observations from electron microscopy, In: BRACHET and MIRSKY, The Cell. Academic Press, New York-London (1961)
114. POLYAK, S.L.
The Retina, The University of Chicago Press (1948)
115. FABAËY, M. und VANDERMEERSCHE, G., FRANCOIS, J.
Ann. D'occul. 186:896 (1953)
116. RAMON Y CAJAL, S.
Die Retina der Wirbeltiere, Wiesbaden, J.E. Bergmann-Verlag (1894)
117. RAMON Y CAJAL, S.
Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. 21:369 (1904)
118. RAMON Y CAJAL, S.
Histologie du système nerveux d l'homme et des vertébrés. A. Maleine, Paris S. 296-367 (1909 - 1911)
119. RANDALL, J.T. and FRIEDLÄNDER, M.H.G.
Experimental Cell Research. 1 (1950)
120. ROBERTSON, J.D.
J. Biophys. biochem. Cytol 2:381 (1956)
121. ROBERTSON, J.D.
J. Physiol. 137:6 (1957)
122. RODEWALD, W.
Zschr. vergl. Physiol. 21:5-10 (1935)
123. ROIZIN, L.
Zitiert nach VELHAGEN, K.: Sehorgane und Innere Sekretion, Berlin, Springer (1943)
124. ROUDET, Ch.
Arch. physiol. norm. pathol. 5:603 (1873)
125. RUPHOS von Ephesus.
Zitiert von POLYAK: The Retina
126. RUSSEL, E.S.
Genetics 31:327 (1946)
127. RUSSEL, E.S.
Genetics 33:228 (1948)
128. RUSSEL, E.S.
Genetics 34:146 (1949)
129. SCHARENBERG, K. und ZEMANN, W.
Arch. Psychiat. Nervenkrankh. 188-430 (1952)
130. SCHWIDT, W.J.
naturwissenschaften, 22:206 (1934)

131. SCHMIDT, W.J.
Abderhaldens Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden,
Abt. V, Teil 10, S. 435, (1943)
132. SCHMIDT, W.J.
Zeitschr. d. Zellforsch. u. mikroskon. Anatomie
23:261 (1935)
133. SCHMIDT, W.J.
Zeitschr. f. wiss. Mikr. u. mikrosk. Technik, 52:8 (1935)
134. SCHMIDT, W.J.
Die Doppelberechnung von Karyonplasma, Zytoplasma und
Metaplasma, Berlin: Borntraeger, S. 329 (1937)
135. SCHULTZE, M.
Arch. f. mikrosk. Anat. 2:165 (1866)
136. SCHULTZE, M.
In: A Manual of Histology (Herausgeber: S. STRICKER),
New York William Wood and Co., (1872)
137. SCHWALBE, G.
Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut
und des Glaskörpers. In Graefe und Saemisch: Handbuch
d. Ges. Augenheilkunde, 1. Aufl. 1:321 (1874)
138. SERBPUYNS, M.
Americ. J. Ophth. 34:989 (1951)
139. SIDMAN, R.L.
J. biophys. biochem. Cytol. 3:15-30 (1957)
140. SJÖSTRAND, F.S.
J. Cell. Comp. physiol. 33:383 (1949)
141. SJÖSTRAND, F.S.
J. Cell. Comp. physiol. 42:15-44 (1953)
142. SJÖSTRAND, F.S.
J. Cell. Comp. physiol. 42:45-70 (1953)
143. SJÖSTRAND, F.S. und HANZON, V.
Exp. Cell. Res. 7:393 (1954)
144. SJÖSTRAND, F.S. und ELEVIN.
Proc. Stockholm Conf. Electron Microscopy, S. 194 (1956)
Stockholm: Almqvist and Wiksell and New York: Academic
Press Inc. (1957)
145. SJÖSTRAND, F.S.
Electron Microscopy of the Retina. In: SMELSER, the
Structure of the Eye, Academic Press New York und London
(1961)
146. SJÖSTRAND, F.S.
Ergebn. Biol. 21:128-160 (1959)
147. SJÖSTRAND, F.S.
J. Ultrastructure Res. 2:122-170 (1958)
148. SOTELLO, J.R. und TRUJILLO - GONZ, O.
Zschr. f. Zellforsch. 49:1-12 (1958)

149. SOTELO, J.R. und TRUJILLO - CENOZ, O.
Zschr. f. Zellforsch. 48:565-601 (1958)
150. STARCK, D.
Embryologie, Georg Thieme-Verlag, Stuttgart, (1955)
151. STUDNITZ, G. VON
Physiologie des Sehens., Leipzig (1940)
152. TANIGUCHI, Y.
Americ. J. Ophth. 48:221-230 (1959)
153. TANIGUCHI, Y.
Americ. J. Ophth. 49:935-941 (1960)
154. TAKEUCHI, H.
Jap. J. Ophth. Vol. 1., No. 2, S. 100-106 (1957)
155. TARTUFERI, F.
Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. 4:421 (1887)
156. TOKUYASU, K. and YAMADA, E.
J. biophys. biochem. Cytol. (:225-230 (1959)
157. TOKUYASU, K. and YAMADA, E.
J. biophys. biochem. Cytol. 7:187-189 (1960)
158. THIEL, R. und HOLLWICH, F.
In: "Auge und Zwischenhirn", Bücherei des Augenarztes
23. Heft (1955), Seite 166, Ferdinand Enke Verlag,
Stuttgart.
159. UENO, K.
Jap. J. Ophthal. 5(I):38-46 (1961)
160. UYAMA, Y
Med. J. Osaka Univ. 2:3 (1951)
161. VALENTIN, G.
Retina (Jakobsche Membran, Bau der Netzhaut), Repertorium
f. Anat. u. Physiol. 1:161; 2:250, 4:66; 5:140;
7:169, 8:188; (1836-1843).
162. VALENTIN, G.
Die Untersuchung der Pflanzen- und der Tiergewebe im
polarisierten Licht, Leipzig (1881)
163. VERHOEFF, F.H.
Roy. London Ophthal. Hosp. Rep. 15:309-319 (1913)
164. VERNE, J.
Couleurs et pigments des êtres vivants, Paris, Collin
(1930)
165. VILLEGAS, G.M.
J. Gen. Physiol. 43(6):15-44 (1960)
166. WATSON, M.L.
J. biophys. biochem. Cytol. 4:475-478 und 727-729 (1958)
167. WALD, F. und DE ROBERTIS, E.
Zschr. f. Zellforsch. 55:649-661 (1961)

168. WALD, G.
Exp. Cell. Res. 5:389-410 (1958)
169. WALLS, G.L.
The Vertebrate Eye, Bloofield Hills, Michigan Granbrook
Institute of Science, (1942)
170. WEISSENFELS, N.
Zeitschr. f. Zellforsch. 45:60-73 (1956)
171. WISLOCKI, G.B. und LADMAN, A.J.
J. biophys. biochem. Cytol 1:501-510 (1955)
172. WOLFF, E.
The Anatomy of the Eye and Orbit. London, Lewis, 4. Aufl.
(1954)
173. WOLTER, J.R.
A.M.A. Arch. Ophthalm. 53:832 (1955)
174. WOLTER, J.R.
Americ. J. Ophthalm. 40(5):88 (1955)
175. WOLTER, J.R.
Klin. Mbl. Augenheilk. 129:224 (1956)
176. WOLTER, J.R.
Graefes Arch. Augenheilk. 158:240 (1956)
177. WOLTER, J.R. und LISS, L.
Graefes Arch. Augenheilk. 158:1 (1956)
178. WOLTER, J.R.
Americ. J. Ophth. 44:766 (1957)
179. WOLTER, J.R.
Americ. J. Ophth. 44:766 (1957)
180. WOLTER, J.R.
Graefes Arch. Augenheilk. 158:524 (1957)
181. WOLTER, J.R.
Americ. J. Ophthalm. 48(5):370 (1959)
182. WOLTER, J.R.
Americ. J. Ophthalm. 49:99 (1960)
183. WOLTER, J.R.
Silver Carbonate Techniques for the demonstration of
ocular histology. In: SMOLSER: The Structure of the Eye.
Acad. Press New York - London (1961)
184. YAMADA, E.
J. biophys. biochem. Cytol. 1:551-566 (1955)
185. YAMADA, E.
J. biophys. biochem. Cytol 1:445-458 (1955)
186. YAMADA, E.
Kurume Med. J 4:127-147 (1957)
187. YAMADA, E., TOKUYASU, K. and IWANT, S.
J. Electron Microscopy 6:42 (1958)

188. YAMADA, E., TOKUYASU, K. and IWAKI, S.
J. Kurume Med. Assn. 21:1979-2027 (1958)
189. YAMADA, E.
J. biophys. biochem. Cytol. 6:517-518 (1959)
190. YAMADA, E.
The fine structure of paraboloid in the turtle retina as revealed by electron microscopy. Abstract of the symposium of fine structure of Eye. (1960)
191. YAMADA, E.
The fine Structure of the Pigment Epithelium in the Turtle Eye, aus: The Structure of the Eye. Herausgegeben von G. SMELSER, Academic Press New York (1961)
192. YOKOYAMA, A.
Acta, societ. Ophth. japon. Tom 65(9):1924-1940 (1961)
193. YOSFIDA, E.
Jan. J. Ophth. VOL. 5, No. 1 S. 13-20 (1961)
194. ZETTERQVIST, H.
The ultrastructural Organization of the Columnar epithelial cells of the mouse intestine. Stockholm: Thesis (1956)

Ich erkläre ehrenwörtlich, daß ich die der Medizinischen Fakultät Frankfurt am Main zur Promotionsprüfung eingereichte Arbeit mit dem Titel: "Über das submikroskopische Bauprinzip der Netzhaut" in der Universitätsaugenklinik Frankfurt am Main unter der Leitung von Herrn Professor Dr. W. A. LIEB ohne sonstige Hilfe selbst durchgeführt und bei der Abfassung der Arbeit keine anderen als die in der Dissertation angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Frankfurt(Main), den 10. Dez. 1963

Heinrich Krauß

Verzeichnis meiner akademischen Lehrer

Professor ARTELT	Professor KEIDERLING
Priv.Do. BECKMANN	Professor KELLER
Professor BEICKERT	Professor KÖNN
Professor BETKE	Professor KLEIST
Professor BLEULER	Professor KRAYENBÜHL
Professor BUFF	Professor KRAUSS
Professor BÜCHNER	Priv.Do. KUMMER
Priv.Do. BREHM	Professor KÜMMERLE
Professor CREUTZFELDT	Professor LIEB
Professor CZERNY	Professor MITTERMAIER
Priv.Do. DEGKWITZ	Professor MÜSER
Professor ESCHLER	Priv.Do. NEUROTH-SCHMITT
Professor FANCONI	Professor ORTMANN
Professor FELIX	Professor RAUSCH
Professor FRANCILLON	Professor RAJEWSKY
Professor FRICK	Professor RADENBACH
Professor FROWEIN	Professor v. RECKOW
Professor GÄDEKE	Professor REHN
Professor GEIBENDÖRFER	Professor RIECHERT
Professor GIERSBERG	Professor REHM
Professor GERCHOW	Professor RIED
Professor GOPPERT	Professor ROYEN
Professor GÖPPERT	Professor ROTTER
Professor GREVEN	Priv.Do. SARTORIUS
Professor HAAS	Professor SENNING
Professor HAHN	Professor STARCK
Professor HALBSGUTH	Professor STEGMANN
Professor HASSLER	Professor STORCK
Professor HEILMEYER	Priv.Do. SCHNEIDER
Professor HELD	Priv.Do. SCHMITH
Professor HELLER	Priv.Do. THULLEN
Professor HEINZ	Professor UNGEHEUER
Professor HEGGLIN	Professor VIVELL
Priv.Do. HEINECKER	Professor WEGNER
Professor HERZBERG	Professor WEIRE
Priv.Do. HOFFMANN	Priv.Do. WESTERMANN
Professor HOFF	Professor WEZLER
Professor HOLTZ	Professor WIELAND
Priv.Do. HÜBENER	Professor WIMHÖFER
Professor JANTZ	Professor WEYRICH
Professor JUNG	Professor WITMER
Professor JÜRGENS	Professor ZIMMERMANN
Professor KALKOFF	Professor ZUTT
Professor KÄSER	

Lebenslauf

Am 24. Mai 1938 wurde ich als Sohn des Studienrates Heinrich Knauf und seiner Ehefrau Katharina, geborene Stauder, in Offenbach am Main geboren.

Hier besuchte ich die Volksschule und anschließend das Rudolf-Koch-Gymnasium, wo ich am 6. März 1958 die Reifeprüfung ablegte.

Im Frühjahr 1958 begann ich das Medizinstudium an der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität in Frankfurt am Main, wo ich am 17. 2. 1959 das Vorphysikum und am 14. 10. 1960 das Physikum bestand.

Das klinische Studium absolvierte ich in Frankfurt, Zürich und Freiburg im Breisgau. Nach meinem 6. klinischen Semester legte ich am 30. Oktober 1963 in Freiburg im Breisgau das medizinische Staatsexamen ab.

Frankfurt am Main, den 10. 12. 1963

Heinrich Knauf

An dieser Stelle erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. R. T H I E L für die freundliche Erlaubnis, diese Arbeit an seiner Klinik auszuführen,vielmals zu danken. Herrn Oberarzt **Professor** Dr. W.A. L I E B bin ich für die Überlassung des Themas, sowie für Beratung und Förderung der Arbeit zu größtem Dank verpflichtet.

